









Fortschritte der
Geologie und Palaeontologie
herausgegeben
von **Dr. Professor W. Soergel**, Tübingen

Heft 2

Die Familien der Reptilien

von

Dr. **Franz Baron Nopcsa**

Mit 6 Tafeln

Berlin
Verlag von Gebrüder Borntraeger
W 35 Schöneberger Ufer 12 a
1923

Druck von E. Buchbinder (H. Duske), Neuruppin

Made in Germany

Vorwort

Habent sua fata libelli

Das rapide Anwachsen der Zahl der fossilen Reptilien sowie die zunehmende Kenntnis der Biologie der rezenten Formen ließen den Versuch gerechtfertigt erscheinen, eine zusammenfassende und zusammenhängende Darstellung der rezenten und fossilen Reptilien zu geben. Natürlich konnten bei so einem Versuche, um die Einheitlichkeit der Darstellung zu wahren, nur die wichtigsten Typen berücksichtigt werden. Die vorliegende Arbeit ist also weder eine monographische Bearbeitung der einzelnen Gruppen, noch ein illustrierter Katalog.

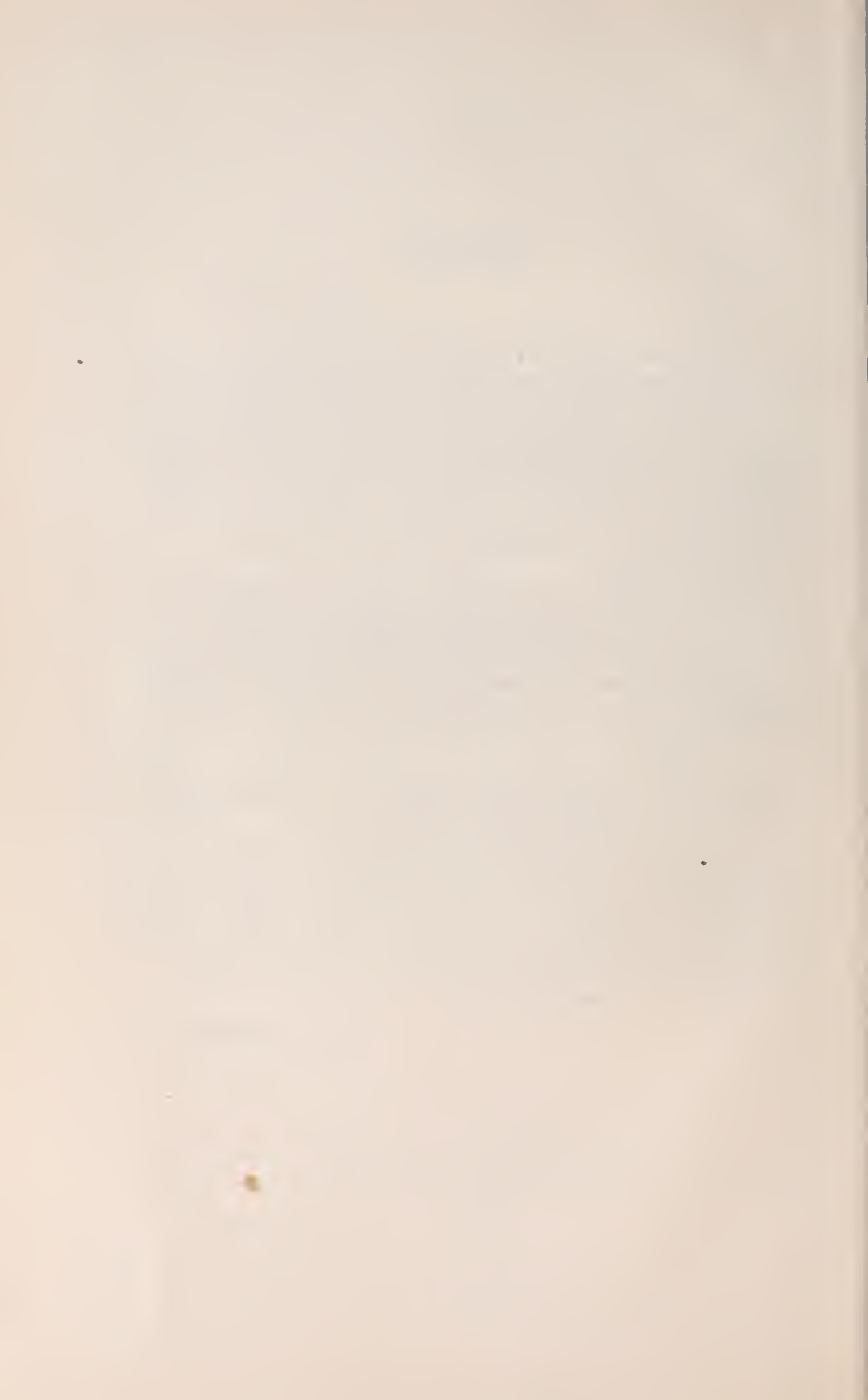
An der Hand der verschiedenen Typen der Reptilien wurde getrachtet, die Evolution der ganzen Klasse zu schildern. Auf die Biologie und auf die Physiologie ist hierbei besonderes Gewicht gelegt worden, denn sogar ein Knochen ist nicht bloß ein starres, mechanischen Anforderungen genügendes Gerüst, sondern plastische, lebende Substanz.

Die Beurteilung dessen, ob die fossilen Formen in dieser Arbeit dem Plane entsprechend tatsächlich wie lebende behandelt wurden, muß der Kritik überlassen werden.

Um die Lückenhaftigkeit der palaeontologischen Überlieferung zu dokumentieren, um sie aber auch teilweise zu ergänzen, sind die wichtigeren vortertiären Fährten besprochen worden. Eine einheitliche Darstellung dieser Fährten fehlte bisher gänzlich. Deren Bearbeitung förderte gleichfalls neue Momente zutage.

Wien, im Monate Juli 1923.

Der Verfasser



Die Familien der Reptilien

Von

Dr. Franz Baron Nopcsa

Seit dem Ende der achtziger Jahre, wo Zittel in seinem Handbuch der Palaeontologie zum ersten Male eine Klassifikation der Reptilien gab, die den neueren Entdeckungen teilweise gerecht wurde (alle früheren Arbeiten, so z. T. jene Copes und Baurs haben nur mehr historisches Interesse), ist infolge neuer Funde die Systematik dieser Tiere fortwährend im Flusse gewesen. Eine übersichtliche Darstellung fehlt gleichfalls, denn Broili-Zittels Grundzüge geben nur einen Elenchus und Abels Darstellung von 1919 bedarf einiger Modifikationen.

I. Historisches

Brauns' Klassifikation des Jahres 1890[1]) braucht an dieser Stelle bloß gestreift zu werden; er unterscheidet nämlich:

1. echte Lacertiden
2. Spenodontiden
3. Mosasaurier
4. Ophidier
5. Proterosaurier
6. Crocodilier
7. Ichthyopterygier
8. Pterodactylen
9. Theriodontier
10. Anomodontier
11. Ceratosaurier (für Miolania!)
12. Chelonier
13. Sauropterygier
14. Rhynchosaurier
15. Dinosaurier.

Es lassen sich die Fehler in dem von ihm aufgestellten System dadurch, daß er die Miolania von den Schildkröten, die Rhynchosaurier von den Rhynchocephalen trennt, leicht erkennen. Weit wichtiger als diese Klassifikation ist jene des Jahres 1892[2]), die von Cope vertreten wurde. Auf dem Baue des Schläfenbogens

[1]) Brauns, D., Ein Beitrag zur Stammesgeschichte der Saurischier. Leopoldina Bd. XXVI, 1890.

[2]) Cope, E. D., On the homologies of the posterior Cranial Arches in the Reptilia. Transact. Amer. Philos. Soc. Vol. XVII. Philadelphia 1892.

der fossilen und rezenten Reptilien fußend unterscheidet Cope folgende Gruppen:

1. Cotylosauria
2. Ichthyosauria
3. Testudinata
4. Theriodontia
5. Sauropterygia
6. Rhynchocephalia
7. Anomodontia
8. Lacertilia
9. Pythonomorpha
10. Ophidia
11. Crocodilia
12. Dinosauria
13. Pterosauria.

Dieses System kommt schon jenem zahlreicher späterer Autoren nahe.

Zittel erkennt 1895[1]) neun Ordnungen der Reptilien, von denen mehrere wieder in Unterordnungen zerfallen. Die Ordnungen der Reptilien sind:

Rhynchocephalia
Lepidosauria
Ichthyosauria
Sauropterygia
Theromorpha
Testundinata
Crocodilia
Dinosauria
Pterosauria.

An Unterordnungen werden innerhalb der Lepidosaurier die Lacertiler Phythomonorphen und Ophidier unterschieden; unter den Theromorphen: Theriodontier, Pareiasaurier, Anomodontia und Placondontia; unter den Testudinaten: Trionychiden, Cryptodiren und Pleurodiren; unter den Crocodiliern: Parasuchier, Pseudosuchier und Eusuchier und unter den Dinosauriern endlich Sauropoden, Theropoden und Orthopoden.

Auf etwas anderen Bahnen als die Palaeontologen wandeln die Zoologen, die mehr das rezente Material studieren. Fürbringer unterscheidet in seiner Arbeit über den Brustschulter-Apparat der Reptilien im Jahre 1900[2]) vier Gruppen von Reptilien: erstens die Tocosaurier, welche die Ordnungen Squamaten, Rhynchocephalier und Ichthyopterygier umfaßt, zweitens die Theromorpha, drittens eine Gruppe, die er Synaptosaurier nennt und die aus den Mesosauriern, den Sauropteryiern und den Cheloniern besteht und endlich eine vierte Gruppe, die Archosaurier, welche

---

[1]) Zittel, Grundzüge der Palaeontologie. München 1895.

[2]) Fürbringer, M., Zur vergleichenden Anatomie des Brustschulterapparates und der Schultermuskeln. Jenaische Zeitschrift für Naturwiss. Bd. XXXIV. Jena 1900. S. 668—680.

die Crocodilier, Dinosaurier und Patagiosaurier (= Pterosaurier) umfaßt. Hay gab im Jahre 1902[1]) eine Übersicht der nordamerikanischen fossilen Reptilien, die auf folgenden Ordnungen basiert:

1. Cotylosauria	7. Rhynchocephalia
2. Chelydosauria (für Otocoelus)	8. Ichthyosauria
3. Anomodontia	9. Squamata
4. Pelycosauria	10. Dinosauria
5. Testudinata	11. Pterosauria
6. Plesiosauria	12. Loricata (=Crocodilia Zittels).

Huenes Klassifikation des Jahres 1902[2]) unterscheidet unter den Reptilien der Trias: Anomodontia, Sauropterygia, Testudinata, Rhynchocephalia, Ichthyopterygia, Proganosauria, Parasuchia, Eusuchia, Dinosauria und Pterosauria. Die Anomodontier umfassen hierbei Pareiasaurier, Gorgonopsier, Dinocephalier, Placodontier, Clepsydropiden, Theriodontier, Endothiodontier, Dicynodontier, Kistecephalier und möglicherweise sogar die Rhynchocephalen als gleichwertige Einheiten. Die Zugehörigkeit der Rhynchocephalier wird allerdings als fraglich hingestellt.

Sechs Jahre nach dem Erscheinen von Zittels Grundzügen und ein Jahr nach dem Erscheinen von Fürbringers Arbeit erschien eine neue Systematik der Reptilien von Broom[3]), die im wesentlichsten darauf hinauslief, daß die Cotylosaurier Copes die primitivste Reptilgruppe repräsentieren und von dieser einerseits die Ichthyosaurier stammen, die einen fruchtlosen Zweig des Stammbaumes bilden, dann aber zwei weitere reichverzweigte Gruppen, die in den Mammaliern und Vögeln kulminieren. Zu der in den Mammaliern kulminierenden Gruppe stellt Broom mit Vorbehalt die Chelonier, dann ferner die Plesiosaurier, Theriodontier und Anomodontier; zu der anderen Gruppe stellt er die Aetosaurier (= Parasuchier Zittels), die Proganosauria, ferner die Rhynchcephalier, dann das Dreigestirn der Lepidosaurier (Lacertilia, Phythonomorpha und Ophidia), ferner die Pelycosaurier, die bei Cope und bei Zittel nur eine Familie der Theriodontier bilden

[1]) Hay, O. P., Bibliography and Catalogue of the fossil Vertebrata of North America. Bull. U. S. geolog. Surv. Nr. 179. Washington 1902.

[2]) Huene, F., Übersicht über die Reptilien der Trias. Geolog. u. Palaeont. Abhandl. Bd. X. Stuttgart 1902.

[3]) Broom, R., On the Structure and Affinities of Oudenodon. Proc. Zool. Soc. London 1901. pag. 187—188.

und endlich die Crocodilier, Dinosaurier und Ornithosaurier. Fast gleichzeitig mit Brooms Arbeit, die in London publiziert wurde, erschienen aus der Feder Osborns eine Arbeit in New York, die unabhängig von Brooms Arbeit entstand und ähnliche Ziele verfolgte. Auch hier ist von zwei Gruppen die Rede, die in Vögeln uud Mammaliern kulminieren.

Osborns Arbeit, die im Jahre 1903 erschien[1]), zeichnet sich dadurch aus, daß sie vierundzwanzig Reptilordnungen aufzählt, einige derselben zu Oberordnungen gruppiert und endlich zwei Unterklassen der Reptilien unterscheidet. Letztere heißen Synapsida und Diapsida.

Die Ordnungen der Reptilien sind:

1. Cotylosauria
2. Theriodontia
3. Dicynodontia
4. Placodontia
5. Nothosauria
6. Sauropterygia
7. Testudinata
8. Procolophonia
9. Protorosauria
10. Gnathordontia (= Rhychosauria)
11. Pelycosauria
12. Choristodera
13. Rhynchocephalia
14. Proganosauria
15. Phytosauria
16. Ichthyosauria
17. Crocodilia
18. Theropoda
19. Cetiosauria
20. Orthopoda
21. Lacertilia
22. Mosasauria
23. Ophidia
24. Pterosauria.

Die Theriodontier, Dicynodontier und Placodontier bilden in dieser Klassifikation die Oberordnung Anomodontia; die Nothosaurier und Plesiosaurier die Oberordnung Sauropterygia; Protorosaurier, Pelycosaurier, Rhynchosaurier, Procolophonier, Proganosaurier, Choristoderen und Rhynchocephalen bilden zusammen die Oberordnung Diaptosauria. Als eine weitere Oberordnung gelten die Dinosauria, welche aus Theropoden, Cetiosauriern und Orthopoden bestehen, endlich bilden Lacertilier, Mosasaurier und Ophidier die Oberordnung Squamata. Als Synapsida gelten Cotylosaurier, Anomodontier, Nothosaurier, Sauropterygier, Placodontier und Testudinaten; als Diapsida die Diaptosaurier, Parasuchier, Ichthyosaurier, Crocodilier, Dinosaurier, Squamaten und Pterosaurier. Eine weitere Arbeit Osborns, die im Jahre 1904 er-

---

[1]) Osborn, H. F., The reptilian Subclasses Synapsida and Diapsida. Mem. Amer. Mus. Nat. Hist. New York 1903.

schien[1]), unterscheidet sich insofern von der ersten Arbeit, als die Nothosaurier und Sauropterygier hier zusammen eine Ordnung (Sauropterygia) bilden.

Außer der An- resp. Abwesenheit zweier Schläfenbogen war für Osborns Klassifikation namentlich die Zahl der Hand- und Fußphalangen wichtig. Bei den Synapsida ist sie angeblich 2-3-3-3-3, bei den Diapsida hingegen in 2-3-4-5-3 in der Hand und 3-3-4-5-4 in dem Fuß. Dies hat sich, wie sich später zeigte, nicht bestättigt.

Von Williston wurde Osborns Arbeit gleich beim Erscheinen kritisiert. Williston[2]) schließt sich im wesentlichen einer Arbeit von Cope[3]) an, die dieser im Jahre 1896 publizierte und die sich von seiner Arbeit von 1892 zumal dadurch unterscheidet, daß Lacertilia, Ophidia und Pythonomorpha als eventuell von den Theriodontiern abstammende Squamate zusammengefaßt werden und die Anomodontier in nähere verwandtschaftliche Beziehungen zu den Theriodontiern treten.

Im Gegensatze zu Williston glaubte Boulenger 1904[4]) Osborns Klassifikation annehmen zu müssen. Sich hauptsächlich auf das Vorkommen und Fehlen von Ventralrippen und auf Osborns Phalangenformel stützend, gab er folgende Einteilung der Reptilien:

I. Reptilia Theromorpha:

1. Pareiasauria
2. Cotylosauria
3. Anomodontia

II. Reptilia Herpetomorpha:

4. Rhynchocephalia
5. Pelycosauria
6. Acrosauria
7. Therodontia
8. Chelonia
9. Placodontia
10. Plesiosauria
11. Ichthyosauria
12. Emydosauria
13. Dinosauria
14. Orthopoda
15. Ornithosauria
16. Squamata.

[1]) Osborn, H. F., Reclassification of the Reptilia. Amer. Naturalist. Vol. XXXVIII. 1904.

[2]) Williston, S. W., The Temporal Arches of Reptilia. Biological Bulletin. Vol. VII. 1904.

[3]) Cope, E. D., Primary Factors of Organic Evolution. (Zitiert nach Williston 1904.)

[4]) Boulenger, G. A., Character and Affinities of the Triassic Reptile Telerpeton. Proc. Zool. Soc. London 1904.

Die von Labyrinthodontiern stammende Reptilia Theromorpha kulminieren Boulenger zufolge in den Mammalieren, die Reptilia Herpetomorpha jedoch, die von Microsauriern stammen sollen, in den Aves.

Mit der systematischen Arbeit Boulengers von 1904 kommt nun in der Erforschung der Reptilien eine jener Perioden zum Abschlusse, in der die Systematik erörtert wurde, denn bis 1911 erschien keine diesbezügliche neue Arbeit, dann erschienen aber fast zu gleicher Zeit eine Neuauflage von Zittels „Grundzügen", in der die Reptilien von Broili bearbeitet werden und ein neues Buch „Die Wirbeltiere" von Prof. Jaekel.

Broilis Systematik in der im Jahre 1911 erschienenen Neuauflage von „Zittels Grundzügen" unterscheidet sich von jener der ersten Auflage u. a. dadurch, daß den neuen Funden entsprechend auch die Systematik modifiziert wurde. Es sind in diesem Werke an Reptil-Ordnungen enthalten:

1. Theromora
2. Rhynchocephalia
3. Lepidosauria
4. Ichthyosauria
5. Sauropterygia
6. Testudinata
7. Parasuchia
8. Crocodilia
9. Dinosauria
10. Pterosauria.

Unter den Theromoren kann man als Unterordnungen die Cotylosaurier, die Pelycosaurier, die Theriodontier und die Anomodontier finden; bei den Rhynchocephaliern haben die Protorosaurier, die Champsosaurier, die Rynchosaurier, die Sauranodontidae, die Sphenodontidae und die Thalattosaurier den Wert je einer Familie; Ophidier und Lacertilier sind die Unterordnungen der Lepidosaurier; die Mesosaurier und Placodontier findet man unter den Sauropterygien; Pleurodira, Cryptodira, Chelonia und Trionychia sind Unterordnungen der Testudinaten; die Pseudosuchier findet man endlich bei den Parasuchiern. Die Systematik der Dinosaurier, Ichthyosaurier, Crocodilier und Pterosaurier ist, was Unterordnungen betrifft, die gleiche wie in 1895.

Sehr eigentümlich ist die Klassifikation aller Reptilien, die man in Jaekels Buch[1]) Buch antrifft. Die Cotylosaurier sind von den übrigen Reptilien getrennt und zusammen mit den vollwirbeligen Amphibien zu einer Klasse „Miosauria" vereinigt,

[1]) Jaekel, O., Die Wirbeltiere; eine Übersicht der fossilen und lebenden Formen. Berlin 1911.

dann werden Brooms Therapsiden (also Dromaeosaurier, Dinocephalier und Therocephalier), ferner Testudinaten, Anomodontier (sensu stricto) und die Therodontier zusammen mit den Monotremien zu einer weiteren Klasse erhoben, für die Jaekel den Namen „Paratheria“ vorschlägt und endlich verbleiben 1. Gephyrostegi, 2. Procolophon, 3. Mesosauria, 4. Ichthyosauria, 5. Protorosauria, 6. Rhynchosauria, 7. Champsosauria, 8. Sauropterygia, 9. Lyognathi (= Squamata der anderen Autoren), 10. Dinosauria, 11. Loricata und 12. Pterosauria in der Klasse „Reptilia“. Von diesen zwölf Ordnungen der echten Reptilien vereinigt Jaekel Gephyrostegi, Procolophonia, Mesosauria und Ichthyosauria zu einer Unterklasse Archaeosauria, Dinosauria, Loricati und Pterosauri zu einer weiteren Unterklasse Hyperosauria, der Rest bildet die Holosauria.

Da Jaekel die Klasse der Vögel zwischen die Reptilia und die Paratheria einschiebt, steht er, wie man sieht, vollkommen unter dem Eindruck der von Woodward, Osborn und Broom betonten doppelten Kulmination, andererseits sieht er aber die Wurzel der Reptilien selbst nicht in den Cotylosauriern, sondern in den Gephyrostegen.

Im Gegensatze zu Jaekels etwas revolutionärer Systematik ist eine neue Klassifikation von Versluys[1]) durchaus konservativ. Sie beruht vorwiegend auf der Beweglichkeit des Schädels und geht von einem metakinetischen Schädel aus. Versluys unterscheidet:

1. Cotylosaurier
2. Diaptosaurier
3. Lepidosaurier
4. Archosaurier
5. Ichthyosaurier.
6. Theromorphen
7. Sauropterygier
8. Chelonier
9. Placodontier

Die Diaptosaurier von Versluys umfassen Rhynchocephalier, Rhynchosaurier und Choristodera, seine Lepidosaurier bloß Lacertilier und Ophidier (denn die Pythonomorphen sind mit den Lacertiliern vereinigt) und bei den Archosaurien kann man wieder Pseudosuchier, Parasuchier, Crocodilier, Pterosaurier und Dinosaurier treffen. Diese Archosaurier sind, wie man sieht, eine besonders große Gruppe. Pelycosaurier und Anomodontier bilden bei Versluys zusammen die gleichfalls große Gruppe der Theromorpha, und hierbei sind die Theriodontier mit den Pelycosauriern vereinigt.

---

[1]) Versluys, J., Das Streptostylie-Problem. Zoologische Jahrbücher. Suppl. Band XV. Jena 1912.

Goodrich hat seine Klassifikation von 1916[1]) auf den Herzbau und vorwiegend auf das Vorhandensein oder Fehlen eines modifizierten fünften Metatarsale basiert, er unterscheidet daher unter den Reptilien

A)	B)
Mesosauria	Chelonia
Nothosauria	Lacertilia
Palaeohatteria	Rhynchocephalia
Pelycosauria	Protorosauria
	Pythonomorpha
	Aetosauria
	Parasuchia
	Crocodilia
	Dinosauria
	Pterosauria

In einer späteren Arbeit von 1919[2]) sieht sich Goodrich zur Konzession genötigt, daß die Chelonier durch ihren Herzbau von den Lacertiliern, in deren Nähe er sie 1916 gestellt hatte, ziemlich differieren, wogegen die Lacertilier mehr an die Crocodilier erinnern und diese Konzession benimmt dann natürlich der Klassifikation des Jahres 1916 viel von ihrem Wert.

Zwei Klassifikationen erschienen während des Krieges und zwar je eine von Williston[3]) und Watson[4]). Williston seine Klassifikation erschien in 1917, und zwar unterschied er:

1. Cotylosaurier
2. Chelonier
3. Theromorpha (= Pelycosauria)
4. Therapsida
5. Sauropterygia
6. Placodontia
7. Ichthyosauria
8. Squamata
9. Protorosauria (= Aeroscelidae)
10. Rhynchocephalia
11. Rhynchosauria
12. Thalattosauria
13. Choristodera
14. Phythosauria
15. Pseudosuchia
16. Crocodilia
17. Pterosauria
18. Dinosauria
19. Eosuchia (für Youngina)

---

[1]) Goodrich, E. S., On the classification of the Reptilia. Proc. Roy. Soc. London 1916.

[2]) Goodrich, E. S., Note on the Reptilien heart. Journal of Anatomy. London 1919.

[3]) Williston, S. W., The Phylogeny and Classification of Reptiles. Journal of Geology. Chicago 1917.

[4]) Watson, D. M. S., A Sketch Classification of the prejurassic tetrapod Vertebrates. Proc. Zool. Soc. London 1917.

Die Gruppen 1 und 2 faßte Williston als Anapsida zusammen, 3, 4, 5, 6 als Synapsida, 7, 8 und 9 als Parapsida und den Rest als Diapsida.

Auch Watson sieht sich, sogar bloß um der permotriadischen Formenfülle der Reptilien Herr werden zu können, genötigt zu Oberordnungen zu greifen, und deshalb finden wir in seiner Klassifikation fünf Oberordnungen:

I. Cotylosauria, II. Anomodontia, III. Chelonia, IV. Sauropterygia, V. Archiosauria. Hierbei sind aber die Thalattosauria und Ichthyosauria, die den Wert je einer Ordnung haben, in diesen Oberordnungen nicht enthalten. Watsons Ordnungen der Reptilien sind.

Ia) Seymouriamorpha
Ib) Diadectomorpha
Ic) Capitorhinomorpha
IIa) Caseasauria
IIb) Pelycosauria
IIc) Dinocephalia
IId) Dromasauria
IIe) Dicynodontia
IIf) Theriodontia
IIIa) Eunotosauria
IIIb) Testudinata
IVa) Sauropterygia
IVb) Placodontia
Vb) Progonosauria
Vc) Thecodontia
Vd) Protorosauria
Ve) Rhynchocephalia
Vf) Saurischia
Thalattosauria
Ichthyosauria

In welcher Weise sich diese Ordnungen der Reptilien auf die Oberordnungen verteilen, ist aus den der Kolonne beigegebenen römischen Ziffern erkennbar.

In dieser Klassifikation Watsons fehlen die posttriadischen Formen, daher die Ornithischier (Vg), dann die Pterosaurier (Vh), die Squamaten (?) und die Crocodilier (Vi). Zählt man diese Ordnungen zu den 20 obigen hinzu, so steigt die Zahl der Ordnungen Watsons auf 24.

Broilis Klassifikation in der dritten Auflage von Zittels Grundzügen (München 1918) unterscheidet sich von seiner Klasssifikation des Jahres 1911 im wesentlichen nur dadurch, daß in der Ordnung Theromorpha, Gorgonopsidien, Therocephalier, Cynodontier, Dromasaurier und Dinocephalier als eigene Unterordnungen neu angeführt werden und bei den Testudinaten die Amphichelyden Unterordnungswert bekommen, sonst ist die Klassifikation fast dieselbe wie in 1911.

Zu einer ähnlichen Zahl von Ordnungen, wie Watson, nämlich zu 21 Ordnungen der Reptilien, gelangt auch Abel im Jahre 1919[1]); eine Zusammenfassung der Ordnungen zu Oberordnungen unterbleibt aber bei diesem Autor. An Ordnungen unterscheidet Abel:

1. Cotylosauria
2. Procolophonia
3. Pelycosauria
4. Deuterosauria
5. Testudinaten
6. Theriodontia
7. Rhynchocephalia
8. Protorosauria
9. Mesosauria
10. Ichthyosauria
11. Sauropterygia
12. Placodontia
13. Parasuchia
14. Pseudosuchia
15. Crocodilia
16. Rhamphorhynchoidea
17. Pterodactyloidea
18. Saurischia
19. Ornithischia
20. Araeoscelidia
21. Lepidosauria

Unterordnungen trifft man in Abels Klassifikation mehrfach. Bei den Schildkröten finden sich die Unterordnungen Cryptodira, Chelonida, Pleurodira, Trionychoidea, dann bei den Theriodontiern die Unterordnungen Therocephalia, Dromasauria, Dinocephalia und Dicynodontia; ferner gibt es vier Unterordnungen der Saurischier, nämlich Coelurosauria, Pachypodosauria, Theropoda und Sauropoda und sechs Unterordnungen bei den Lepidosauriern, nämlich Lacertilia, Thalattosauria, Dolichosauria, Mosasauria, Rhiptoglossa und Ophidia. Mit Watsons Systematik verglichen, zeigt die Systematik Abels eine starke Zusammenfassung der Anomodontier und eine starke Zersplitterung der Archosauria.

In 1921 gab ich selbst einen kurzen Entwurf einer Systematik der Reptilien, und der Zweck des ersten Abschnittes dieser Arbeit ist nun, den damaligen Entwurf. wenn auch modifiziert, zu motivieren[2]).

II. Systematik

Vergleicht man die Gesamtheit der im vorigen Abschnitt skizzierten Klassifikationen, so zeigt sich bald recht deutlich, wie sich unter der Formenfülle der Reptilien einige Gruppen befinden, betreffs deren systematischen Wert wenig Zweifel aufkommt, so

[1]) Abel, O., Die Stämme der Wirbeltiere. Berlin 1919.

[2]) Nopcsa, F., Bemerkungen zur Systematik der Reptilien. Palaeontologische Zeitschrift. Bd. V. Berlin 1922.

z. B. die Squamaten und Testudinaten. Diesen einheitlichen Gruppen stehen aber wieder andere Gruppen gegenüber, die hin und her geschoben werden.

Gruppen, über deren Einheit die Ansichten nicht, oder nur wenig divergieren, sind Cotylosaurier, Ichthyosaurier, Testudinaten, Sauropterygier, Lacertilier, Crocodilier, Dinosaurier und Pterosaurier. Etwas weitgehendere Differenzen betreffen schon die Systematik der Rhynchocephalen Copes, denn die Protorosaurier, Rhynchosaurier, Champsosaurier und Parasuchier sind bald mit diesen vereinigt, bald aber von ihnen getrennt, bei weitem die größte Meinungsverschiedenheit herrscht aber in bezug auf die Anomodontia Copes, von denen (öfters sogar mit verschiedenem Inhalte) von verschiedenen Autoren Theromorpha, Anomodontier (sensu stricto), Pelycosaurier, Deuterosaurier, Theriodontier und Therapsiden abgegliedert werden. Auch die Thalattosaurier und Mesosaurier sind Gruppen ausgestorbener Reptilien, deren systematischer Wert schwankt.

Beim Aufstellen einer Systematik aller Reptilien muß vor allem bedacht werden, daß wir infolge der Natur der meisten fossilführenden Schichten, vorwiegend nur solche Formen finden, die im Wasser oder nahe am Wasser lebten, denn Reste rein festländischer Tiere erhalten sich selten, und wir sehen also schon infolgedessen die ganze Reptilfauna der Vorwelt in einer recht schiefen Perspektive. Die eigentliche Festlandfauna ist uns nur schlecht bekannt und die Fauna der Bergländer endlich gar nicht (!). Bei dieser Unkenntnis muß man überlegen, welche geradezu katastrophale Folgen so eine Lücke unseres Wissens etwa für die Systematik der jetzt lebenden Tiere hätte und aus der Tatsache allein, daß sumpfbewohnende fossile Formen eine sehr große Artenzahl haben, Festlandformen jedoch nur wenige, darf gar kein Schluß gezogen werden. Wenn man von den Zufallsfunden absieht, so erkennt man bald, daß wir fossile Reptilienfaunen des Festlandes bisher nur von sehr wenigen Stellen kennen. Aus Amerika ist eine an der Grenze des Carbon und Perm liegende Fauna, z. T. recht trockener Gebiete, aus den Red beds bekannt. Fragmente einer Permfauna kennt man aus Frankreich und Sachsen. Eine reiche Permfauna eines vegetationsreichen Landes, die mehrere Horizonte umfaßt und bis an die Lystrosaurus beds reicht, ist aus Südafrika bekannt. Aus Triasfaunen kennt man eine recht unvollständige Fauna aus Arizona, dann eine oberhalb der Lystrosaurus-

zone liegende, von der unteren Trias bis im Rhät reichende Fauna im Kaplande, die sich als Fauna eines viel trockeneren Gebietes von der dortigen Permfauna wesentlich unterscheidet. Dann verschaffen uns viele Zufallsfunde zusammen einen gewissen Überblick, über die Reptilien der unteren und mittleren germanischen Trias, eine Steppenfauna kennt man aus dem Keuper. Aus dem unteren und mittleren Jura fehlen festländische Reptilien von Zufallsfunden (Lithograph. Schiefer) absehend fast ganz, eine Fauna kennt man erst aus dem amerikanischen oberen Jura, dann kennt man teilweise die Fauna des Wealden recht gut, die der ganzen amerikanischen oberen Kreide und Fragmente der oberkretazischen Fauna der Alpen, endlich die der obersten Kreide Ungarns. Dies hat weiter zur Folge, daß oft einigen ganz isolierten festländischen Formen in der Systematik der fossilen Reptilien besonders großer Wert zukommt.

Wie mir scheint, umgeht man die Schwierigkeit, die sich aus unserer ungleichen Kenntnis der einzelnen Reptilgruppen ergibt, am besten und einfachsten dadurch, daß man von den aberrantesten Reptiltypen, die wir überhaupt kennen, ausgeht, und die andern Formen um diese Typen gruppiert.

Als aberranteste Formen der bisher bekannten Reptilien möchte ich etwa Folgende bezeichnen: Seymouria, einen Ichthyosaurier (etwa Baptanodon), Pareiasaurus, Labidosaurus, eine Schildkröte (etwa Testudo), Lystrosaurus, Gomphognathus, Mormosaurus, Edaphosaurus (oder Dimetrodon), Placodus (oder Cyamodus), Trinacromerum, Araeoscelis, ein Chameleon (etwa Rhampholeon) Crotalus, Hatteria, Mystriosuchus, Tyrannosaurus, Diplodocus, Triceratops, Corythosaurus, ein Krokodil (etwa Gavialis) und einen Pterosaurier (etwa Nyctosaurus). Die hier angeführte Liste enthält im ganzen zehn Landtiere (Pareiasaurus, Testudo, Gomphognathus, Dimetrodon, Araeoscelis, Chameleo, Crotalus, Hatteria, Tyrannosaurus, Triceratops) fünf ausgesprochene Wassertiere (Baptanodon, Placodus, Trinacromerum, Mystriosuchus, Gavialis), einen Bewohner der Luft (Nyctosaurus) und fünf, die wohl amphibisch lebten (Seymouria, Labidosaurus, Edaphosaurus, Diplodocus, Corythosaurus).

In bezug auf ihr Alter verteilen sich die Festlandtiere so, daß Pareiasaurus, Dimetrodon und Araeoscelis aus dem Perm stammen, Gomphognathus aus der Trias, Tyrannosaurus und Triceratops aus der Kreide und Crotalus, Chameleo und Hatteria aus der Jetztzeit. Besonders aberrante terrestre jurassische Reptilien

kennen wir, wie wir sehen, keine. Bei den Wasser- und Sumpfreptilien ist die chronologische Verteilung eine bessere, denn Mystriosuchus und Placodus sind triadische Reptilien, Baptanodon und Diplodocus jurassisch, Trinacromerum und Corythosaurus kretazisch und Gavialis rezent. Zählt man zu den im Wasser lebenden Typen noch den etwas aberranten Mesosaurus hinzu, so kommt auch ein Permtier in die zweite Liste.

Trotz der auch aus dieser chronologisch getrennten Zusammenstellung erkennbaren Ungunst der paläontologischen Überlieferung, zeigt sich aber doch zum Teil, daß sich durch das bloße Betrachten der aberranten Formen das Verhältnis der verschiedenen terrestren und aquatischen fossilen Reptilien zugunsten der Landtiertypen verschiebt, und dies spricht für unsere relativ gute Kenntnis der terrestren Typen, freilich sind drei von den zehn Landtiertypen rezent, doch kennt man mit ihnen nahe verwandte Formen schon aus älterer Zeit.

Die Übersicht der bisherigen Systeme der Reptilien zeigt, daß einige Typen der obigen Liste (Pareiasaurus, Baptanodon, Testudo, Trinacromerum, Crotalus, Gavialis, Nyctosaurus) längst als Vertreter eigener Ordnungen gelten, für die anderen soll es im Folgenden gezeigt werden. Dieser Plan nötigt von selbst zu einer kurzen Besprechung der einzelnen Typen.

1. **Seymouria** (Tab. IV, Fig. 2)

Von Watson zu dem Vertreter einer eigenen Ordnung der Cotylosauria erhoben, ist Seymouria zweifelsohne das allerprimitivste Reptil, das vorläufig bekannt ist. Die Form wurde von Broili[1]) entdeckt, dann von Williston[2]), Huene[3]) und Watson[4]) behandelt. Die primitive Stellung von Seymouria wurde zuerst von Williston betont, der die für ein Reptil außergewöhnliche Zahl der Deckknochen des Schädeldaches hervorhob, dann das Vorkommen des Ohrausschnittes

[1]) Broilit, Permische Stegocephalen und Reptilien aus Texas. Palaeontographica. Stuttgart 1904.

[2]) Williston, S. W., Cacops Desmospondylus new Genera of Permian Vertebrates. Bull. Geol. Soc. of America. Vol. XXI. 1910. — Derselbe, American Permian Vertebrates. Chicago 1911.

[3]) Huene, F., Skull elements of Permian Tetrapoda. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. Vol. XXXII, p. 368. New York 1913.

[4]) Watson, D. M. S., On Seymouria the most primitive known reptile. Proc. Zool. Soc. London 1918.

betonte und deshalb dann Seymouria sowohl vom Typus Diadectes als auch vom Typus Labidosaurus trennte. Broom erkannte[1]) an zwei von Watson entdeckten Knochen, daß sie dem bei Reptilien nur embryonal angedeutetem Mesopterygoide entsprechen, das sich als Knochen sonst nur bei Fischen findet. Durch das Fehlen eines Cleithrum unterscheidet sich Seymouria von den Typen Diadectes, Limnoscelis und Pareiasaurus. Die Rückenwirbel erinnern mehr an Labidosaurus als an Diadectes, Limnoscelis oder Pareiasaurus. Die Extremitäten sind mehr limnoscelis- oder diadectesartig gebaut, als nach der Art von Labidosaurus und zu allen diesen Ausführungen fügt Watson noch hinzu, daß die Schädelbasis von Seymouria in manchem an die Schädelbasis der embolomeren Stegocephalen erinnert. Der Mangel eines verknöcherten Supraoccipitale ist auch stegocephalenhaft, ebenso der innere Bau des Ohres, und endlich ist auch der ganze Gaumen „embolomer" gebaut (vergl. Tab. IV, Fig. 1 Loxoma)[2]). Unter den Cotylosauriern kommt dem Gaumen von Seymouria noch jener von Captorhinus am nächsten, der Unterkiefer ist wieder recht stegocephalenartig gebaut. Im Becken bilden die ventralen Elemente eine geschlossene Platte wie bei einigen Stegocephalen, z. B. Cacops (Tab. V, Fig. 1) und einigen rezenten Urodelen (Tab. V, Fig. 3, 4).

Am Rumpfe sind die durchwegs zweiköpfigen Rippen für ein altes Reptil scheinbar auffallend, die Einzahl der Sacralwirbel, dann das große Intercentrum erinnern auch an die Stegocephalen, doch zeigt der Bau der Wirbelbogen rein cotylosaurierartigen Typus. Im Becken findet sich derselbe Bau bei Embolomeren und Colylosauriern, aber sonst zeigt Seymouria eine Mischung zahlreicher Züge, wodurch die sie sich von den Cotylosauriern stark entfernt. Unter den Cotylosauriern stehen ihr besonders Captorhinus und Labidosaurus nahe.

Die Ähnlichkeit Seymourias mit den Stegocephalen, die unter allen Reptilien einzig dasteht, läßt sie als eigenen Typus erscheinen. Watsons Papposaurus steht Seymouria nahe, Isodectes sensu stricto, Conodectes und Desmospondylus sind mit Seymouria synonym. Da Stephanospondylus[3]) an dem rückwärtigen Teile

---

[1]) Broom, R., On the persistence of a Mesopterygoid in certain Reptilian Skulls. Proc. Zool. Soc. London 1922.

[2]) Watson, D. M. S., The Larger Coal Measure Amphibia. Manchester Memoirs. Vol. LVII. Manchester 1912.

[3]) Stappenbeck, R., Über Stephanospondylus und Thangosaurus. Zeitschr. deut. geolog. Gesellsch. Berlin 1905.

seines Schädels eine stärkere Ohrkerbe aufweist und auch der Schultergürtel an Seymouria erinnert, so steht er Seymouria relativ nahe, freilich ist auch eine Ähnlichkeit mit Pantylus vorhanden. Der eine Rand des Iliums ist mit Seymouria vergleichbar. Daß bei der Beschreibung von Stephanospondlylus Irrtümer unterliefen, hat Williston betont.

In die Nähe der Seymouriden sind als weitere höchst primitive Reptilien die Sauraviden zu stellen, zu denen ich Sauravus[1]), Eosauravus[2]) und Datheosaurus[3]) stelle. Sauravus Cambrayi ist durch einen kurzen, dreieckigen, an Procolophon, aber auch an Keraterpeton erinnernden Schädel mit vorspringendem, vorn gerundetem und von dem Schädel abgesetzten Schnauzenteil charakterisiert. Die Zähne des vorderen Kieferteiles stehen weit auseinander und sind relativ groß, so daß man im Verein mit der Schädelform auf eine kurze Zahnreihe schließen möchte. Die Orbitae sind relativ klein, rund und in der Mitte des Schädels. In der Wirbelsäule persistiert das Nothochord. Das noch rauhe Episternum ist vorn verbreitet, rückwärts schmal und erinnert daher an den gleichen Knochen bei Seymouria. Bei Sauravus Costei war Coracoid und Praecoracoid gut verknöchert, die Ventralrippen sind bei beiden Spezies sehr kräftig entwickelt. Der Humerus ist wohl entwickelt, relativ grazil gebaut und erinnert an den Humerus von Procolophon. Ein Tarsalelement war viel größer als die übrigen. Da für die bekannten Zehen die Phalangenzahl 2-3-4 ist, so war die Phalangenformel wohl 2, 3, 4, 5, 4. Die Caudalwirbel zeichnen sich durch hohe und breite Neurapophysen aus, die einen lateral komprimierten Schweif bildeten, der wenigstens noch einmal so lang war wie der Rumpf.

Durch einen ähnlichen, langen lateral komprimierten Schweif, der beim Umbiegen am toten Tier zweimal auf die Seite zu liegen kam und hier eine breitere Spur hinterließ, ferner durch den cotylosaurierartig entwickelten Tarsus und einen gleichfalls etwas dreieckigen, allerdings mehr gerundeten und für einen Cotylosaurier

---

[1]) Thevenin, Amphibiens et reptiles du terrain huillier de France. Annales de Palaeontologie. Vol. I. Paris. — Thevenin, Les plus anciens quadrupèdes de la France. Annales de Paléontologie. Vol. V. Paris 1910.

[2]) Moodie, Carboniferous air breathing Vertebrates of the U. S. National Museum. Proc. U. S. National Museum. Washington 1909.

[3]) Schroeder, Datheosaurus macrurus nov. gen. nov. sp. aus dem Rotliegenden. Abhandl. Kgl. Preuß. Geolog. Landesanstalt. Berlin 1909.

sehr kleinen Kopf, sowie durch seine schlanken, eigentümlich geschweiften Rippen erinnert auch Datheosaurus an Sauravus, allerdings sind bei ihm die Hinterextremitäten etwas stärker. Auch der Bau des Humerus ist ziemlich ähnlich, doch sind seine Gelenkflächen weniger entwickelt. Das Becken von Datheosaurus besteht aus einer fast einheitlichen Ischium und Pubis umfassenden Platte, an der nur die Mittelnaht deutlich hervortritt. Ob die Ventralrippen nur wegen der schlechten Erhaltung des Stückes fehlen, muß vorläufig dahingestellt bleiben.

Eosauravus ist das dritte, ungefähr gleich alte Reptil, das sich den beiden vorangehenden gut anschließt. Seine Extremitäten (Tab. VI, Fig. 5) sind noch etwas plumper als bei Datheosaurus, gemeinsam ist jedoch beiden der Mangel an Ventralrippen, das Auftreten einiger gut entwickelter freier postsacraler Rippen in der Schwanzwurzel, das Vorkommen zweier großer Tarsalelemente und die lange schlanke Gestalt aller hinter den freien Caudalrippen liegenden und der Processus transversi entbehrenden Schwanzwirbel. Mit Sauravus hat Eosauravus manche Züge gemeinsam, auf die schon Moodie hinwies, so u. a. den Rippenbau, die intervertebrale Rippenartikulation und das Persistieren des Nothochords. Endlich ist die Phalangenformel bei Eosauravus 2, 3, 4, 5, 4, und so stimmt sie mit der für Sauravus erschlossenen überein. — Moodie hat betont, daß bei den Microsauriern das Vorkommen von Ventralrippen stark variiert, und da auch die Schädel jener Formen, die keine Ventralrippen haben, von denen der andern Art abweichen, so kann man erstere, Datheosaurus und Eosauravus, als Datheosauridae zusammenfassen und für Sauravus die Sauravidae beihalten. Datheosauridae und die Sauravidae müssen in diesem Falle zusammen eine höhere Einheit bilden, die man Rhizosauria nennen kann und der vorläufig Unterordnungswert zukommt. Von Seymouria unterscheiden sich die Rhizosauria durch ihren kleinen, noch an die Microsaria erinnernden Schädel, dessen ausgezogene Ecken noch an Keraterpeton und ähnliche Formen erinnert, denn dadurch, daß die Rückbildung der Interzentren noch nicht so weit vorgeschritten ist wie bei Seymouria und den schlanken Rippen, denen die labyrinthodonte Modifikation (Verbreiterung der Seymouriarippen) abgeht. Die Zahl der Phalangen und der lange, lateral komprimierte Schwanz sind weitere Differenzen.

Die Wahrscheinlichkeit ist groß, daß wir in den in so vielen Punkten an Keraterpeton und andere Microsauria erinnernden

Rhizosauriern eine Gruppe vor uns haben, die systematisch jener der Seymouriamorphen gleichwertig gegenübersteht und der daher auch Ordnungswert gebührt, solange aber über diese Formen nicht mehr Details bekannt sind, scheint es vorläufig noch besser die Rhizosaurier provisorisch bei den Seymouriamorphen zu belassen.

2. Pareiasaurus

Pareiasaurus und mehrere ihm nahe verwandte herbivore Formen wie Propappus, Anthodon, Bradysaurus, Embrithosaurus (Tab. I, Fig. 1) und Pareiasuchus, von denen einige sogar unter dem Genusnamen Pareiasaurus beschrieben wurden, sind alle große permische Reptilien, die sich in Südafrika und Rußland finden. Am besten ist durch Seeleys Beschreibung das Genus Bradysaurus[1]) (= Pareiasaurus Baini) bekannt. Weitere Beschreibungen verdanken wir Watson[2]) und Broom[3]). Der Schädel aller Pareiasaurier zeichnet sich durch Mangel von Schläfenöffnungen, flache meist stärker skulpierte Oberfläche, kurzen Gesichtsteil und gegen rückwärts breiter werdenden Umriß aus. Die Schnauze ist entweder dreieckig und abgestumpft oder gerundet, die Zahl der Deckknochen der Schädeloberfläche ist groß. Am Gaumen sind an mehreren Knochen Zähne vorhanden. Die Hirnkapsel ist vorn verknöchert, das innere Ohr von der Hirnhöhle getrennt. Posttemporale Öffnungen sind vorhanden. Die Wirbel sind tief bikonkav, die Rippen undeutlich zweiköpfig. Der Schultergürtel ist kräftig, starke Cleithra sind vorhanden. Ischium und Pubis bilden, so wie bei Seymouria, eine undurchbrochene Platte. Watson[4]) wies darauf hin, daß im Laufe der Evolution das schraubenförmige Schultergelenk von Embrithosaurus zuerst die Schraubenform allmählich verliert

[1]) Seeley, H. G., Structure and Organisation of fossil Reptiles, Part II, On Pareiasaurus bombidens. Phil. Trans. Roy. Soc. London 1887. — Derselbe, Structure and Organisation of fossil Reptiles, Part VII, Fürther observations on Pareiasaurus. Phil. Trans. Roy. Soc. London 1891.

[2]) Watson, D. M. S., On the Skull of a Pareiasaurian reptile. Proc. Zool. Soc. London 1914. — Derselbe, On the nomenclature of South African Pareiasaurians. Ann. Mag. Nat. Hist. London 1914.

[3]) Broom, R., An almost perfect Skeleton of Pareiasaurus serridens. Ann. S. Afric. Museum. Vol. IV. 1903. — Derselbe, On a new Species of Propappus. Ann. S. African Museum 1912. — Derselbe, On the Skeleton of a new Pareiasaurian (Pareiasuchus). Ann. S. African Museum 1913.

[4]) Watson, D. M. S., The evolution of the tetrapod shoulder girdle and fore limb. Journal of Anatomy. London 1917.

(Bradysaurus) und rund wird, und daß sie sich dann endlich bei Pareiasuchus gegen rückwärts verschiebt, wodurch das Ellenbogengelenk näher an den Körper herantritt. Der Humerus bewegte sich also bei Bradysaurus bloß in einer horizontalen Ebene von rückwärts gegen vorn, jener von Pareiasuchus hingegen schon freier. Eine analoge Evolution werden wir auch in andern Gruppen treffen. Die Pareiasaurier finden wir in Südafrika bloß unter der Zone mit Lystrosaurus in Ablagerungen eines feuchten Klimas.

Ähnlich wie Pareiasaurus gebaut, aber mit langen, an Phrynosoma erinnernden Schädelstacheln versehen, ist Elginia[1]). Der Querschnitt der Zähne dieser Formen ist rund wie bei Pareiasaurus, der Umriß der Gesichtsknochen auch derselbe, ferner ist auch die Postorbitalregion des Schädels breit. Die Zähne von Elginia sind so gebaut wie jene von Pareiasaurus. Bauchrippen fehlen diesen stachelbewährten Formen ebenso wie bei Pareiasaurus. Schwache Knochenkerne des Coriums lassen sich bei Embrithosaurus[2]) nachweisen.

Betrachtet man die Pareiasaurier mit diesen Formen zusammen als eine eigene Familie, so müssen Pareiasaurus und Elginia als Unterfamilientypen gelten.

An die Pareiasaurier schließen sich ohne Schwierigkeit die in die Nähe von Diadectes[3]) gehörenden Formen Bolosaurus, Bolbodon, Desmastodon, Chilonyx, Nothodon, Disparactus und Animasaurus[4]) an.

Der Formenkreis Pareiasaurier zeigt im Querschnitt runde Zähne, die in einer Reihe liegen, bei den Diadectiden ist der Querschnitt der Zähne hingegen transversal verbreitert. Auch Procolophon[5])

---

[1]) Newton, E. T., On some New Reptiles from the Elgin Sandstone. Phil. Trans. Roy. Soc. London 1893.

[2]) Seeley, H. G., Armour of the extinct Reptiles of the genus Pareiasaurus. Proc. Zool. Soc. London 1908.

[3]) Case, E. C., A revision of the Cotylosauria of North America. Carneg. Instit. of Washington, Publ. 145. Washington 1911 (hier werden auch Bolbodon, Desmastodon, Chilonyx, Nothodon und Disparactus besprochen). — Case-Williston-Mehl, Permocarboniferous Vertebrates from New Mexico. Carneg. Instit. of Washingt., Publ. 181. Washington 1913. — Huene, F., The Skull elements of the Permian Tetrapoda. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New York 1913.

[4]) Williston, S. W., Description of the Skulls of Diadectes and Animasaurus. Amer. Journ. of Sc. New Haven 1912.

[5]) Watson, D. M. S., Procolophon trigoniceps. Proc. Zool. Soc. London 1914. — Seeley, H. G., On the primitive Reptile Procolophon. Proc. Zool. Soc. London 1905. — Broom, R., Comparison of the Permian Reptiles of N. America with those of S. Africa. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New York 1910.

und seine Verwandten, also Telerpeton[1]) und Koiloskiasaurus[2]), zeigen transversal verbreiterte Zähne. Procolophon und seine Verwandten zeigen ferner Stacheln am Hinterrande des Schädels (Telerpeton), sie erinnern also gleichzeitig an die Diadectiden und an Pareiasaurus, doch sind dies alles leicht gebaute Tiere, deren Hals relativ lang ist. Die Phalangenzahl der Füsse dieser leichten Tiere ist groß, endlich ist die vierte Zehe merklich länger als die dritte. Mit der Beweglichkeit der Tiere und ihrer aus der Beinstellung resultierenden Phalangenzahl hängt auch die Form der Gelenkpfanne des Schultergürtels zusammen, auf die Watson hinwies.

Der Zusammenhang zwischen dem schlankeren Baue des Körpers und der größeren Zahl der Phalangen (Propappus und Procolophon 2-3-4-5-3 Phalangen) im Gegensatze zu jener der plumperen Tiere, die bei horizontaler Stellung der oberen, und vertikaler Stellung der unteren Extremitäten-Abschnitte eine geringere Zahl von Phalangen haben (Sclerosaurus, Pareiasaurus, Schildkröten: 2-3-3-4-3), ist, wie schon Broom vermutete, als Resultat der Bewegungsart der betreffenden Tiere zu deuten. Bei den lebenden Lacertiliern ist bei jenen agilen Formen, die lange Schwänze haben, die vierte Zehe viel länger als die dritte, bei den kurzschwänzigen und plumpen Formen sind jedoch die dritte und vierte Zehe fast gleich lang. Dies zeigt, daß die Verlängerung der vierten Zehe nur dazu dient, um beim Laufen mit erhobenem Körper die durch die schlängelnde Bewegung des Schwanzes entstehende laterale Komponente der Gleichgewichtsverlegung zu neutralisieren. Diese Neutralisierung erfolgt naturgemäß dadurch, daß sich die Reibungsfläche jener Zehe vergrößert, die diesen Lateraldruck empfängt. Bei schräge gegen vorn gerichteten Zehen und auswärts gerichteten unteren Extremitätenabschnitten ist dies die vierte, und hiermit erlischt dann natürlich nun auch jeder systematische Wert der Zahl der Phalangen, denn diese Zahl kann auf Konvergenzerscheinungen beruhen.

Die Procolophoniden (Tab. VI, Fig. 6) zeichnen sich durch das fallweise Auftreten einer kleinen Schläfenöffnung, schlanke

---

[1]) Huene, F., Ein Telerpeton mit gut erhaltenem Schädel. Centralbl. f. Min. Geol. Palaeont. Stuttgart 1920. — Boulenger, G. A., On the Characters and Affinities of the Triassic Reptile Telerpeton. Proc. Zool. Soc. London 1904.

[2]) Huene, F., Die Cotylosaurier der Trias. Palaeontographica. Stuttgart 1912.

Extremitäten und das Vorkommen von Bauchrippen aus. Im Schultergürtel ist der Verband der Knochen stärker gelockert als bei Pareiasaurus und im Becken, wo im Gegensatze zu Diadectes und Pareiasaurus Pubes und Ischia getrennt bleiben, zeigt sich eine kleine mediane rhombische Öffnung. Watson wies darauf hin, daß die Hirnhöhle bei Procolophon hoch ist und etwas an Sphenodon erinnert. Im Gegensatze zu Pareiasaurus, Diadectes, Seymouria und zu den meisten Stegocephalen tritt bei Procolophon das Frontale an die Augenhöhle heran.

In Südafrika findet sich der agile Procolophon bloß knapp über den Lystrosaurusschichten in grellrot gefärbten Sedimenten, was auf ein im Sommer sehr trockenes Klima mit starkem Winterregen hinweist, in den wieder mehr blau gefärbten, daher auf ein feuchteres Klima weisenden Cynognathusschichten fehlt er wieder. Verwandte von Procolophon (Telerpeton) finden sich in Schottland im Quarzsandstein, der auch auf ein trockenes Klima hinweist, und reichen dann sich durch den Ansatz großer phrynosomaartiger Hinterhauptstacheln charakterisierend (Sclerosaurus und Koiloskiosaurus) in Deutschland bis in den Buntsandstein. Bei Sclerosaurus scheint eine Reduktion der Phalangen eingetreten zu sein.

Die Procolophoniden kann man auf diese Weise für Bewohner trockener Gegenden halten, die sich wahrscheinlich scincidenartig von Insekten u. dgl. nährten. Auf letzteres weist ihr Gebiß hin.

Die Diadectiden unterscheiden sich von den Pareiasauriden durch den Bau des inneren Ohres[3]), durch primitive Artikulation der Extremitäten (Tab. IV, Fig. 5)[4]) und längeren Schwanz. Durch ihre auffallende Kürze erinnern die Wirbel von Diadectes an die Wirbel von Seymouria und diese wieder an die Wirbel einiger Embolomeren (z. B. Cricotus[5]).

---

[1]) Huene, Übersicht über die Reptilien der Trias. Geolog. u. Palaeontolog. Abhandl. Jena 1902.

[2]) Huene, Die Cotylosaurier der Trias. Palaeontografica. Stuttgart 1912.

[3]) Watson, D. M. S., A Sketch Classification of the Prejurassic Tetrapod Vertebrata. Proc. Zool. Soc. London 1917.

[4]) Watson, D. M. S., A Sketch Classification etc. loc. cit. 1917.

[5]) Case, E. C., Revision of Amphibia and Pisces of the Permian of North America. Carneg. Instit. of Washington, Publ. 146. Washington 1911.

3. Labidosaurus (Tab. I, Fig. 2)

Watson wies darauf hin, daß bei einer größeren Anzahl Reptilien, welche, wie die Pareiasaurus, keine Schläfenöffnungen haben, das Verschwinden der Ohrincissur anders erfolgt als bei Pareiasaurus[1]). Bei Labidosaurus soll der Ohrschlitz dadurch verschwinden, daß das obere Ende des Quadratums gegen rückwärts geschoben wurde, wogegen dies bei den Pareiasauriern nicht eintritt, denn hier schiebt sich nicht das obere Ende des Quadratums gegen rückwärts, sondern das untere Ende gegen vorne. Mit Labidosaurus verwandte Reptilien sind Captorhinus, Helodectes und Pariotichus. Letzterer unterscheidet sich von Labidosaurus fast nur dadurch, daß bei diesem nur eine Zahnreihe am Kiefer auftritt, während bei Pariotichus mehrere vorkommen, er daher, wie aus Bolks Ausführungen hervorgeht[2]), primitiver ist. Die letzte Beschreibung des Schädels von Labidosaurus hat Williston[3]) in 1917 gegeben, weitere Beiträge gaben Watson[4]), Broili und Case[5]). Labidosaurus und ähnliche Formen kennt man vorläufig nur aus dem Perm Nordamerikas.

Der größte Unterschied zwischen diesen Formen und den ihnen äußerlich ähnlichen Diadectiden macht sich, wenn man vom Ohrschlitz absieht, in der Hirnhöhle und im Gaumen bemerkbar, indem die Vomeres nicht wie bei Diadectes die Pterygoidea und Palatina trennen, sondern die vorderen Enden der Pteroygoidea zwischen sich aufnehmen und ferner die Pterygoidea bei den labidosaurusartigen Formen zwei gegen vorn divergierende und eine rückwärtige, quer auf die Schädelachse verlaufende Zone von kleinen Zähnen haben. Interessant ist, daß das Praemaxillare schon bei Pariotichus etwas abwärts gebogen ist und etwas größere Zähne trägt, und sich dieser Charakter dann bei Labidosaurus noch stärker

---

[1]) Watson, On the Skull of a Pareiasaurian reptile. Proc. Zool. Soc. London 1914.

[2]) Bolk, Über die Struktur des Reptiliengebisses. Anatom. Anzeiger, Ergänz.-Heft, Nr. 41. Jena 1912.

[3]) Williston, Labridosaurus Cope, a lower Permain Cotylosaur Reptile. Journal of Geology. Chicago 1917. (Daselbst weitere Literatur über Labidosaurus.)

[4]) Watson, On the Structure of the brain case in certain lower Permain Tetrapods. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New York 1916 (betrifft Captorhinus).

[5]) Case, A Revision of the Cotylosauria of North America. Carnegie Instit. of Washington, Publ. 145. Washington 1911.

akzentuiert. Die Claviculae sind bei Labidosaurus median verbreitet, die Cleithra rudimentär. Das Becken undurchbrochen wie bei allen bisher besprochenen Formen. Die Wirbel sind nicht so stark verkürzt wie bei den Diadectiden, die Extremitätenknochen zwar prinzipiell gleich gebaut, aber viel schlanker, und Carpus und Tarsus waren bei allen diesen Formen besser verknöchert als bei Diadectes. Mithin war diese fleischfressende Gruppe, wie ja zu erwarten, beweglicher als die mit ihr verwandte weiche Pflanzen (?) fressende.

In bezug auf die Modifikation des Ohrschlitzes, die vergrößerten Zwischenkieferzähne die Bezahnung der Pterygoidea und das rudimentäre Cleithrum erinnert auch Limnoscelis[1]) an Labidosaurus, da aber die Frontalia nicht wie bei Labidosaurus an die Orbita herantreten, zeigt dessen Schädel doch auch eine gewisse Ähnlichkeit mit den Diadectiden. — Diese Ähnlichkeit wird durch den Bau der Wirbel und der stämmigen Extremitäten wesentlich erhöht, freilich tut sich aber gerade in diesen Punkten auch eine gewisse Ähnlichkeit mit Seymouria kund. Das Becken ist auch hier noch undurchbrochen (Tab. V. Fig. 2). Der schlecht verknöcherte Tarsus und die kurzen breiten Extremitäten können als Anpassung an das Leben im Wasser aufgefaßt werden, und so wäre denn Limnoscelis als eine mit Labidosaurus fern verwandte primitive Form aufzufassen, die prinzipiell dieselbe Entwicklungsrichtung wie Labidosaurus einschlagend, durch ihr semiaquatisches Leben abweichend modifiziert wurde.

Die Biologie von Labidosaurus ist vorläufig, trotz der Arbeiten von Case nicht ganz geklärt. Da sich die Zähne des Kiefers bei diesen Formen schließlich auf eine Reihe reduzieren, zeigt dies, daß sie nicht zum Kauen verwendet werden und die Entwicklung der großen Zähne des Praemaxillare gibt dem Tiere das Aussehen eines Raubtieres, das seinen Schädel, wenn die Beute mundgerecht lag, durch eine metakinetische Bewegung hob und dann die Fänge einschlug. Da sich nun die Zähne sehr stark gegen rückwärts wenden, läßt dies auf eine Zugbewegung der Beute schließen, woraus aber die Beute bestand — ob etwa aus zählebigen Stegocephalen — läßt sich noch nicht sagen.

[1]) Williston, American Permian Vertebrates. Chicago 1911. — Derselbe, Restoration of Limnoscelis. Amer. Journ. of Science 1912.

Irgendwie mit Pariotichus ist offenbar auch der wenig bekannte Pantylus[1]) verwandt. Die große Zahl von Zähnen auf seinen Kieferknochen zeigt, daß er relativ primitiv ist, und dorthin weist auch die seymouriaartige Lage seiner Tabularia. Seine Extremitäten erinnern an Captorhinus, hingegen zeigt das Episternum mit seinem cranialwärts gegabelten dicken Ende einen ganz eigentümlichen Bau. Die Dermalossifikationen weisen auf die Diadectiden, doch sind die Wirbel anders gestaltet und erinnern eher an Captorhinus. Pantylus steht infolge der Kombination so recht verschiedener Charaktere recht isoliert, und das große Zahnpflaster des Pterygoideum und der Palatina und das Zahnpflaster am Coronoideum erhöht die Absonderlichkeit dieser Form. Da Schläfenöffnungen bei Pantylus fehlen, muß man ihn jedenfalls zu den Cotylosauriern stellen und zwar relativ nahe zu den Captorhinen.

Gymnarthrus, den einige Verfasser (z. B. Abel)[2]) zu den Cotylosauriern stellen, halte ich, wie Huene[3]), für — allerdings ferne — mit Lyssorhophus verwandt, und so kann man unter den Pareiasauriern einerseits die Diadectiden Pareiasauriden und Procolophontiden unterscheiden, andererseits aber die Captorhinidae Limnoscelidae und Pantylidae. Seymouriamorpha, Rhizosauria und Cotylosauria lassen sich zu einer Einheit Anapsida vereinen.

4. **Ophthalmosaurus** (Tab. IV, Fig. 4)

Ophthalmosaurus repräsentiert als Vertreter der Ichthyosaurier gut den am weitesten vorgeschrittenen Anpassungstypus der marinen Reptilien. Über die jüngeren Glieder dieser homogenen Gruppe geben die Arbeiten von Andrews[4]) und Gilmore[5]), über

[1]) Williston, Osteology of American Permian Vertebrates, II. Contributions of Walker Museum. Chicago 1916.

[2]) Abel, Stämme der Wirbeltiere. Leipzig 1919.

[3]) Huene, The Skull elements of Permian Tetrapoda. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New York 1913.

[4]) Andrews, Descriptive Catalogue of marine Reptiles of the Oxford clay, Part I. London 1910.

[5]) Gilmore, Osteology of Baptanodon. Memoirs Carnegie Museum. Pittsburgh 1905—1906.

die liassischen eine zusammenfassende Arbeit Huenes[1]) und über triassischen eine Arbeit von Merriam[2]) Aufschluß. Am Schädel fallen vor allem die riesigen Orbitae auf, dann die gegen rückwärts verlegte Nasenöffnung, an die das Lacrymale noch herantritt, die postorbitale Region ist auf eine schmale Zone reduziert, es ist nur eine obere Schläfenöffnung vorhanden. Die Columella Auris ist ein dicker, unbeweglicher Knochen, was auf durch Vibrieren der Schädelknochen vermitteltes Hören hinweist. Im übrigen ist der rückwärtige Teil der Schädelwand schwach verknöchert. Atlas und Epistropheus sind verwachsen, alle Wirbelkörper sind kurze, bikonkave Scheiben, mit denen die schlecht entwickelten Wirbelbögen nicht verknöchern. Die Rippen sind zweiköpfig. Rippen und Wirbelsäule verleihen Opthalmosaurus delphinartige Gestalt mit tiefem Rumpfe, das abgebogene Schwanzende trägt eine gewaltige Flosse. Der Schultergürtel zeigt kurzes, T-förmiges Episternum, stabförmige Claviculae, relativ schwache Scapulae und breite, große, undurchbohrte Coracoidea. Im rudimentären Becken sind Ischium und Pubis verschmolzen und zeigen im Grade der Ossifikation starke individuelle Abweichungen. Das Ilium ist stabförmig. Die in Flossen umgewandelten, einen gerundeten Umriß zeigenden Vorderextremitäten zeigen vier an Radius und Ulna anstoßende rundliche Platten, die einem Sesambein oder Pisiforme (?), dem Ulnare, dem Intermedium und dem Radiale entsprechen, und an diese schließen sich sechs Phalangenreihen mit Hyperdactylie so an, daß an das Intermedium zwei Phalangenstrahlen stoßen. Auch Radius und Ulna sind runde Platten und an den Humerus tritt außer Radius und Ulna lateral noch das Pisiforme heran. Die hinteren Extremitäten sind gleichfalls aus Platten gebildete, aber viel kleinere Flossen.

Ähnlich wie bei Ophthalmosaurus ist die Flosse von Brachypterygius gebaut, leider kennt man bei ihm nur diese[3]). Die Ähnlichkeit liegt in der Breite und Kürze und darin, als auch hier das Intermedium zwei Fingerstrahlen trägt, doch tritt hier das Pisi-

---

[1]) Huene, Die Ichthyosaurier des Lias und ihre Zusammenhänge. Berlin 1922. (Im Folgenden als „Huene, Ichthyosaurier 1922“ zitiert; daselbst auch die ganze Ichthyosaurierliteratur.)

[2]) Merriam, Triassic Ichthyosauria. Memoirs of University of California. Berkeley 1908. (Im Folgenden als Merriam 1908 zitiert.)

[3]) Boulenger. New Species of Ichthyosaur from Bath. Proc. Zool. Soc. London 1904.

forme nicht an den Humerus heran; hingegen findet eine Berührung zwischen Humerus und Intermedium statt. Bedeutend längere Flossen zeigt Macropterygius[1]), der infolge des Verhaltens des an den Humerus nicht herantretenden Intermediums verwandtschaftliche Beziehung zu Brachypterygius aufweist; bei diesem Genus ist aber auch das Pisiforme mit dem Humerus nicht in Kontakt. Ähnlich ist auch die Flosse des in bezug auf Extremitätenbau wenig bekannten Myopterygius gebaut[2]). Bei Macropterygius sind die ventralen Beckenelemente noch immer schmale, aber getrennte Stäbe.

Alle diese Formen schließt Huene[3]) an Eurypterygius an. Dieser charakterisiert sich durch latipinnate Flossen, schmale Beckenelemente, doch sind dessen vordere Rumpfrippen nicht zweiköpfig, sondern einköpfig, und hierdurch unterscheidet er sich gut von den bisher besprochenen Formen. Das Intermedium schiebt sich auch bei dieser Form zwischen Radius und Ulna ein, erreicht aber den Humerus noch nicht. Auch die Schwanzflosse ist bei Eurypterygius weniger entwickelt als bei Ophthalmosaurus oder Macropterygius.

Als Longipinnatidae stellt Huene den Latipinnatidae jene Formen entgegen, bei denen in den vorderen Flossen das Intercentrum nur einen Carpalknochen trägt. So eine Form ist vor allem Platypterygius. Bei diesem sind die Flossen zwar ziemlich lang, sie bestehen aber doch aus mehr als sechs Strahlen und sind daher relativ breit. Sie erinnern an Macropterygius, es erfolgt aber, wie schon Broili[4]) richtig erkannte, die Verbreiterung der Flossen bloß durch akzessorische Fingerstrahlen. Außer Platypterygius gehört in diese Gruppe auch das Genus Stenopterygius[5]), bei dem jedoch in der Flosse proximal nur vier Fingerstrahlen auftreten, an die sich nur distal noch ein weiterer Strahl anlegt und bei manchem Stenopterygius zeigt sogar die vierte Reihe proximal schon recht kleine Knochen (z. B. St. crassicostatus). An Ophthalmosaurus erinnert Stenopterygius nur dadurch, daß auch bei ihm Ischium und Pubis verschmelzen.

---

[1]) Huene, Ichthyosaurier 1922.

[2]) Ders. 1922.

[3]) Ders. 1922.

[4]) Broili, Ein neuer Ichthyosaurier aus der norddeutschen Kreide. Palaeontografica 1907.

[5]) Huene, Ichthyosaurier 1922.

An Stenopterygius schließt sich scheinbar noch der wenig bekannte Nannopterygius[1]) an und etwa in demselben Verhältnisse wie Eurypterygius durch seine Rippenartikulation zu den übrigen Latipinnatidae, so steht wieder eine Leptopterygiusart zu den übrigen Longipinnatidae. Während bei den bisher besprochenen Longipinnatidae die Rippen sowie bei Ophthalmosaurus zweiköpfig waren, sind die Rippen bei Leptopterygius ingens[2]), am vorderen Teile des Rumpfes doppelt, am rückwärtigen jedoch einfach. Es tritt mithin bei diesem Leptopterygius gerade das umgekehrte von dem auf, was wir bei Eurypterygius fanden. Bei den übrigen Spezies von Leptopterygius[3]) ist die Rippenartikulation durchwegs einfach. Auch die Schwanzflosse von Leptopterygius verhält sich zu der von Stenopterygius so wie jene von Eurypterygius zu der von Macropterygius, und für die Größe resp. Kleinheit der Hinterextremitäten gilt das gleiche. — Interessanter Weise sind die ventralen Beckenknochen von Leptopterygius relativ breite Knochen. Eurhinosaurus zeigt sich als eine durch Verlängerung aller Flossen und Entwicklung eines Rostrums modifizierte Form von Leptopterygius.

Im Gegensatz zu den jurassischen, logipinnaten und latipinnaten Formen, bei denen meist zweiköpfige Rippen und schmale Beckenelemente, ferner zu Platten umgewandelte Ulnae und Radii auftreten, kommen in der Trias eine Anzahl von Ichthyosauriern vor, bei denen Radius und Ulna noch etwas gestreckte Elemente, und Ischium und Pubis noch große Platten sind. Die Pubis zeigt sogar bei einigen dieser Formen noch ein Foramen obturatorium oder eine demselben entsprechende Incisur. Zuweilen findet sich auch im Coracoid noch ein Foramen. Auch diese Formen kann man auf Grund ihres Flossenbaues in latipinnate und longipinnate trennen, und zwar repräsentiert Mixosaurus mit seinen fünf bis sechs Fingerstrahlen, von denen sich zwei an das Intermedium anlegen, die latipinnate Gruppe. Shastasaurus[4]), Merriana[5]) und Toretocnemus[6]), die jedoch proximal nur drei Fingerstrahlen haben, sind longipinnate Formen. Distal fügt sich bei Merriana

[1]) Ders. 1922.
[2]) Ders. 1922.
[3]) Ders. 1922.
[4]) Merriam 1908.
[5]) Ders. 1908.
[6]) Ders. 1908.

an die drei Fingerstrahlen ein schwacher vierter an. Cymbospondylus[1]) gehört wohl auch hierher. Bei Mixosaurus Cornalianus[2]) treten wie bei allen latipinnaten Formen zwei Carpalia an das Intermedium, bei Mixosaurus Nordenskjöldi[3]) aber drei, zwei laterale hierbei nur wenig, ein mittleres jedoch stark.

Im Schädelbau unterscheiden sich alle triadischen Formen von den jurassischen durch geringere Entwicklung der Orbita und Stärke der postorbitalen Region. Die bei den jurassischen Formen (Leptopterygius, Stenopterygius, Eurypterygius) rechteckigen, länglichen Scapulae sind bei mehreren triadischen Formen (Mixosaurus, Delphinosaurus)[4]) noch mehr oder weniger halbkreisförmige Scheiben, bei andern eine verbreiterte Scheibe, an die sich ein rechteckiger Fortsatz anschließt (Cymbospondylus).

In bezug auf Rippenbau zeigen die longipinnaten triadischen Formen meist einköpfige Rippen, bei anderen (Delphinosaurus, Shastasaurus) bereitet sich eine Teilung der Artikulationsfläche der Rippen vor, und bei Toretocnemus sind die Rippen endlich zweiköpfig. Bei der einzigen besser bekannten latipinnaten Form (Mixosaurus) ist der Bau der Rippenartikulation der gleiche wie bei Eurypterygius.

Da sich bei den allermeisten triadischen und den unterliassischen Formen ausschließlich oder teilweise einköpfige Rippenartikulation zeigt, repräsentiert die zweiköpfige Artikulation wohl das spezialisiertere Stadium und deshalb muß man denn auch den triadischen Toretocnemus trotz seiner sonst primitiven Charaktere für eine, was Rippenbau anbelangt, besonders rapid entwickelte, also aberrante Form halten. So kann man die triadischen Formen mit primitiven Becken und recht großen Hinterextremitäten als eigene Unterfamilien (Mixosaurinae und Shastasaurinae) in die Familien Longipinnatidae und Latipinnatidae einreihen.

In verwandtschaftlicher Beziehung zu den Ichthyosauriern stehen zwei eigentümliche wenig bekannte Formen, nämlich

---

[1]) Ders. 1908.

[2]) Repossi, Il Mixosaurio degli strati triassici. Atti Soc. Ital. Scienze Naturali 1902. — Wimann, Über Mixosaurus Cornalianus. Bullet. Geol. Inst. Univers. Upsala 1912.

[3]) Wimann, Ichthyosaurier aus der Trias Spitzbergens. Bull. Geol. Inst. Univers. Upsala 1909.

[4]) Merriam 1908.

Omphalosaurus[1]) und Pessopteryx[2]). Bei Omphalosaurus sind die Pterygoidea und Palatina große flache Knochen wie bei den Ichthyosauriern, und zwischen dem rückwärtigen Teile der Pterygoiden klafft auch bei ihnen ein weiter Spalt. Der Unterkiefer ist kräftig, das Dentale trägt in der Symphysenregion mehrreihig angeordnete, kleine, runde Zähne, ein eigentliches Zahnpflaster ist aber nicht vorhanden. Bei Omphalosaurus sind die vorhandenen Wirbel ichthyosaurusartig, Pessopteryx ist eine Form mit ichthyosaurusartigen Wirbeln, in mehreren Reihen angeordneten Zähnen und ichthyosaurusartigen Extremitäten. Von den Mixosaurinen und den Shastasaurinen ist die Form wegen ihres Gebisses zu trennen. So kann man diese zwei Formen, bis weiteres nicht bekannt wird, systematisch in eine eigene Familie Omphalosauridae stellen.

5. **Mesosaurus** (Tab. IV, Fig. 3)

Zu den Proganosauriern werden von allen, die sich mit dieser Gruppe befaßten, drei, das unterste Perm Südafrikas und Brasiliens charakterisierende Genera gestellt, Mesosaurus, Stereosternum und Noteosaurus. Beschreibungen der Tiere gaben Seeley[3]), Mac Gregor[4]), Huene[5]), Broom[6]), Osborn[7]). Seeley vereinte die Proganosauria zusammen mit den Sauropterygiern zur Gruppe Mesosauria, doch wurde dies nicht allgemein akzeptiert, Baur[8]) hatte schon früher Mesosaurus mit Palaeohatteria vereinigt, aber auch diese Auffassung drang nicht durch. Im Schädel von Mesosaurus fallen die hechelförmigen Zähne, dann die rostrumartige

[1]) Merriam 1908.

[2]) Wimann, Ichthyosaurier aus der Trias usw. Loc. cit. 1909.

[3]) Seeley, H. G., The Mesosauria of S. Africa. Quart. Journ. Geol. Soc. London 1892.

[4]) Mc. Gregor, On Mesosaurus brasiliensis from the Permian of Brasil. Com. missão de estudos das Minas de carvão de pedra do Brasil. Rio de Janeiro 1908.

[5]) Huene, F., Über einen echten Rhynchocephalen aus der Trias von Elgin. Neues Jahrb. f. Min. Geol. Palaeont. Stuttgart 1910.

[6]) Broom, R., Observations on the Structure of Mesosaurus. Trans. S. Afric. Phil. Soc. 1904. — Derselbe, Note on the Species of Mesosaurus. Ann. S. Afric. Museum 1908. — Derselbe, On a new Mesosaurian Reptile (Noteosaurus). Ann. S. Afric. Museum 1912.

[7]) Osborn, The Reptilian Classes Synapsida and Diapsida. Mem. Amer. Mus. Nat. hist. 1903.

[8]) Baur, G., Palaeohatteria Credner and the Proganosauria. Amer. Journ. of Sc. New Haven 1889.

Verlängerung des pränasalen Schnauzenabschnittes mit den weit rückwärts gelegenen Nasenöffnungen auf, die an den Seiten des Schädels liegen, also so wie bei Ichthyopterygiern und Sauropterygiern. Das stämmige Quadratum ist, wie Huene schon in 1910 betonte und wie ich mich selbst überzeugen konnte, bei Mesosauriern ichthyosaurierartig gebaut, und dasselbe gilt für die Oberseite und die Basis des Schädels. Die Schläfenöffnung ist einfach und wie bei den Ichthyosauriern auf eine obere beschränkt, das plattenartige Becken ist nur im allgemeinen primitiv, doch läßt es sich, wenn man vom Ilium absieht, mit dem Becken mancher triadischen Ichthyosaurier (Toretocnemus)[1] vergleichen. Dabei zeigt es eine unpaare mediane Öffnung. Scapula und Coracoid sind scheibenförmige Knochen, die Claviculae schlank, die Interclavicula ist T-förmig. Gleiche Scapulae, Coracoidea und Claviculae lassen sich auch bei den primitiven triadischen Ichthyosauriern finden, wogegen bei den kretazischen Baptanodten die Scapula länger als breit ist. Die Interclavicula ist bei Mixosaurus[2] breit und kurz, bei Ichthyosaurus zwar gleichfalls kurz, aber schlank und T-förmig, und dies läßt darum nun eine direkte Ableitung der Interclavicula der Ichthyosaurier von jener der Mesosaurier nicht zu, aber die übrigen bisher besprochenen Charaktere weisen doch auf eine gewisse Verwandtschaft hin. Schon wegen dieser Eigenschaften können wir in den Mesosauriern eine Gruppe erblickt haben, die von denselben Formen wie die Ichthyosaurier stammen, sich aber anders spezialisierten.

Was den Körperumriß und die Proportionen der Extremitäten von Mesosaurus betrifft, so verhalten diese sich zum schlanken Cymbospondylus[3] gerade so wie diese Partien eines wenig spezialisierten Dolichosauriers[4] etwa zu einem Pythonomorphen[5], und

---

[1]) Merriam, J. C., Triassic Ichthyosauria. Mem. University of California. Berkeley 1908.

[2]) Huene, F., Übersicht über die Reptilien der Trias. Geolog. u. Palaeont. Abhandl. Stuttgart 1902. — Repossi, E., Il Mixosauro degli strati triassici. Atti Soc. Ital. Scienze. Naturali. Milano 1902. — Merriam, J. C., Triassic Ichthyosauria. Mem. University of California. Berkeley 1908.

[3]) Merriam, J. C., Triassic Ichthyosauria. Mem. University of California. Berkeley 1908, p. 112, fig. 128.

[4]) Nopcsa, F., Eidolosaurus und Pachyophis zwei neue Squamaten des Neocom. Palaeontographica. Stuttgart 1923 (in Druck).

[5]) Osborn, H. F., A complete Mosasaur Skeleton. Mem. Amer. Mus. Nat. Hist. New York 1899, p. 186, fig. 13.

genau so, wie sich unter den Dolichosauriern Formen finden, die bald längeren, bald aber kürzeren Hals haben[1]), schwankt auch die Halslänge bei den Mesosauriern.

Auch der schlanke Humerus von Mesosaurus verhält sich zu dem stämmigem Humerus der Ichthyosaurier so, wie der schlanke Humerus von Adriosaurus[2]) zu dem stämmigen der Pythonomorphen[3]) und auch die Tatsache endlich, daß am Humerus der Mesosaurier zwei Foramina vorkommen, die am Ichthyosaurierhumerus fehlen, findet ihr Analogon bei den Pythonomorphen, denn auch hier fehlt am Humerus distal ein jedes Foramen, während ein solches bei dem terrestischen Lacertiliern vorkommt (Uromastix)[4]). Bei Noteosaurus ist unter den Mesosauriern eine schwache Hyperphalangie bemerkbar, denn es finden sich sechs Phalangen auf der vierten Zehe, und analog kommt auch am Pythonomorphenfuße Hyperphalangie vor.

So findet sich, wenn man Mesosaurus einerseits mit den Ichthyosauriern, anderseits aber mit den an das Leben im Meere angepaßten Lepidosauriern vergleicht, daß Mesosaurus zwar viele derartige Anpassungsmerkmale aufweist, welche nur die marinen Lepidosaurier charakterisieren, daß sich aber daneben auch ichthyosaurierartige Grundzüge im Skelettbaue finden. Da die labyrinthodonte Fältelung der Zähne, welche die Ichthyosaurier charakterisiert[5]), sich sonst nur bei Pariotichus findet, muß man annehmen, daß die Ichthyosaurier und Mesosaurier zusammen wohl beide von cotylosaurierartigen Tieren stammen. Mesosaurus repräsentiert daher die langhalsige Anpassungsform im Stamme der Ichthyopterygier wie Dolichosaurus die langhalsige Anpassungsform in der Gruppe der Squamaten.

6. **Testudo** (Tab. I, Fig. 5)

Die seit dem Keuper bekannten Schildkröten bilden, so wie die Ichthyosaurier eine homogene Gruppe der Reptilien, und zwar

[1]) Nopcsa, F., Eidolosaurus usw.

[2]) Nopcsa, F., Zur Kenntnis der fossilen Eidechsen. Beitr. zur Palaeont. u. Geolog. Österr.-Ungarns. Wien 1908.

[3]) Williston, S. W., Mosasaurs. University Geolog. Surv. of Kausas. Vol. IV. Topeka 1898 (var. fig.).

[4]) Dollo, L., Première Note sur le Sincoedosaurien d'Erquellins. Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg. Bruxelles 1884 (Tab. I, fig. 7).

[5]) Fraas, E., Die Ichthyosaurier der deutschen Trias und Juraablagerungen. Tübingen 1890 (Tab. I, Fig. 1—16).

eine mit den Cotylosauriern verwandte. Der Hinterhauptcondylus ist zuweilen noch wie bei den Diadectiden konkav. Das Schädeldach ist bei all den primitiven Formen, so bei Triassochelys[1]), dann Baena[2]), Pleurosternum[3]), Kallokibotium[4]) und Stegochelys[5]) noch völlig bedeckt. Auch bei den Rhinochelyden des Cambridge Greensand ist dies der Fall. Bei den übrigen Schildkröten kommt es bald zur Bildung eines oberen oder unteren Schläfenbogens, ja sogar zum völligen Verlust desselben, es entstehen aber diese Bögen nie aus Durchbrüchen des Schädeldaches, sondern aus einer fortschreitenden Auskerbung des Randes, die entweder zwischen Maxillare und Quadratum einsetzt oder zwischen Squamosum und Parietale[6]). Infolge dieser Differenz ergibt es sich von selbst, daß es keine Schildkröte gibt, die beide Schläfenbögen aufweist, daß sich vielmehr bei allen jenen Formen, bei denen die Einkerbung am Unterrand beginnt, scheinbar alle Knochennähte nacheinander öffnen, bis nunmehr ein dünner squamoso-parietaler Bogen bestehen bleibt, wogegen bei jenen Formen, bei denen die Einkerbung rückwärts beginnt infolge eines gleichen Prozesses schließlich nur ein unterer Bogen persistiert. In der Familie der Chelydiden zeigt die Reihe Emydura- Rhinemys- und Chelodina[7]) den Vorgang der ersten Typusreihe, unter den Emydiden hinwieder kann man an den Genera Emys-Cinixys-Geoemyda[8]) den zweiten Prozeß sehen.

Im Endstadium der Reduktion der Schläfenbögen dieser Tiere entstehen schließlich Formen, die kein sekundäres Schädeldach haben und bei denen so etwa wie bei den Schlangen das Schädel-

---

[1]) Jaekel, O., Wirbeltierfunde aus dem Keuper von Halberstadt. Serie II. Testudinata. Palaeont. Zeitschr., Bd. II. Berlin 1918. (Hier noch als Stegochelys angeführt; der Name Stegochelys war für eine amphichelyde Schildkröte präokkupiert.)

[2]) Hay, O. P., The fossil turtles of N. America. Carneg. Inst. of Washington, Publ. 75. Washington 1908 (im folgenden als „Hay 75" zitiert).

[3]) Woodward, A. S., Note on a Chelonian Skull from the Purbeck. Proceed. Dorset. Nat. Hist. and Antiquarian Field Club. 1909.

[4]) Nopcsa, F., On the geological importance of the reptilian Fauna of the upper cretaceous in S. Eastern Hungary. Quart. Journ. Geol. Soc. London 1922 (in Druck).

[5]) Owen, R., History of British fossil Reptiles. Chelonians, Tab. VIII, p. 1—3 (noch als Chelone planiceps).

[6]) Watson, D. M. S., Eunotosaurus africanus and the Ancestery of the Chelonia. Proc. Zool. Soc. London 1914. (p. 1011—1012.)

[7]) Boulenger, Catalogue of the Chelonians Rhynchocephalians and Crocodiles of the British Museum. London 1889 (im folgenden als „Boulenger Cat." zitiert).

[8]) Boulenger Cat.

dach völlig fehlt. Hört bei den Schildkröten die Fähigkeit auf, den Kopf unter dem Panzer zu verbergen, dann unterbleibt auch jede weitere Reduktion des Schädeldaches, ja es tritt sogar eine neue Vergrößerung desselben auf, die sich z. B. bei Cheloniern gut erkennen läßt, ferner auch bei Platysternum[1]). Namentlich die Chelonier sind diesbezüglich interessant, denn bei den geologisch etwas älteren Formen (Desmatochelys und Toxochelys[2]) ist die rückwärtige Schädel-Einkerbung relativ stark, das Parietale daher klein, bei der jungen Dermochelys hingegen sehr groß[3]). Nasenbeine sind bei den älteren Schildkröten immer gut entwickelt, doch fließen die äußeren Nasenöffnungen zusammen (Ausnahme: Kallokibotium[4])). Die Elemente des Atlasringes der höheren Reptilien sind vom Epistropheus durch den Odontoidfortsatz getrennt.

Im Schultergürtel zeigt Triassochelys, daß die Testudinaten von solchen Formen stammen, die Scapula, Coracoid, Claviculae und Cleithren hatten, ferner lag eine Interclavicula vor. Dies weist, sowie der Schädelbau, auf die Cotylosauria und zwar auf die pareiasauride Gruppe. Das Becken ist bei den primitiven und terrestren Cryptodiren stets viel stärker ossifiziert als bei den aquatischen oder semiaquatischen Typen. Besonders fällt bei Triassochelys, Glyptops[5]) und Kallokibotium die äußerst kleine Dimension des Foramen pubo-ischiadicum ins Gewicht. Bei diesen Formen, dann aber auch den Emydiden[6]), berühren sich Pubes und Ischia in der Mitte (vergl. Baena, Tab. V, Fig. 6), bei den andern Formen sind sie hingegen in der Mittelinie getrennt[7]), bei Dermochelys liegt eine Knorpelplatte vor[8]), die den Cheloniern fehlt[9]). Als Ausgangspunkt für das Becken der Testudinaten muß

---

[1]) Boulenger Cat.

[2]) Hay 75.

[3]) Nick, L., Das Kopfskelett von Dermochelys. Zool. Jahrb. Jena 1912.

[4]) Nopcsa, Kallokibotium a new primitive amphichelydean Tortoise. Palaeontologia Hungarica. Vol. I. Budapest 1923 (in Druck).

[5]) Hay 75.

[6]) Baur, G., On the Pelvis of Testudinata. Journ. of Morphology 1891. — Hay 75.

[7]) Baur, G., On the Pelvis of Testudinata. Journal of Morphology 1891. — Walter, W. G., Die Neu-Guinea Schildkröte Carettochelys. In „Nova Guinea, vol. XIII. Leiden 1922.

[8]) Völker, H., Über das Stamm-Gliedmassen- und Hautskelett von Dermochelys. Zoolog. Jahrb. Jena 1913.

[9]) Baur, G., On the Pelvis of Testudinata. Journ. of Morphology 1891.

auf diese Weise eine Form gelten, in der die Reduktion der Verknöcherung nicht wie bei den Pelycosauriern in der Symphyse, sondern lateral von dieser auftrat, so daß die Urform des testudinaten Beckens wohl jener des Theriodontier- und Dicynodontierbeckens (vergl. Tab. V, Fig. 5, Lystrosaurus) glich. Im Becken der Pelycosaurier (vergl. Tab. V, Fig. 8, Ophiacodon) und Mesosaurier erfolgt die Ossifikationsreduktion nicht lateral, sondern in der Mitte.

Auch die horizontale Haltung des Humerus und des Femur der Schildkröten ist, wie die Phalangenzahl zeigt[1]), offenbar primitiv und alles dies beweist klar, daß die Schildkröten im Systeme nahe zu den noch wenige Phalangen aufweisenden Cotylosauriern gestellt werden müssen, nur die Trionychiden zeigen eine Vermehrung der Phalangen[2]). — In bezug auf die Detailsystematik der Testudinaten ist folgendes zu bemerken:

Da die Neubeschreibung von Carettochelys und die Bearbeitung von Anosteira[3]) genügende Belege erbrachten, daß die erst im jungtertiär häufigen Trionychiden eine zu den Cryptodiren gehörende, bloß relativ junge Gruppe sind, muß man sie mit den Cryptodiren vereinen (hierher auch Lydekkers Hemichelys[4])); ferner hat, infolge der Entdeckung von Cosmochelys[5]), die Dermochelys mit den Cheloniden verbindet, Dermochelys als spezialisierte Chelonide zu gelten.

Dem Baue der Halswirbel möchte ich nicht so große Bedeutung beilegen wie Harrasowitz, denn ich finde nämlich, daß er innerhalb folgender Grenzen schwankt[6]):

---

[1]) Abel, O., Stämme der Wirbeltiere. Berlin 1919. S. 377.

[2]) Abel, O., loc. cit. Berlin 1919. S. 377.

[3]) Harrasowitz, H., Die Schildkrötengattung Anosteira von Messel. Abhandl. hessisch. geolog. Landesanstalt. Bd. VI, Heft 3. Darmstadt 1922.

[4]) Andrews, Description of a new Species of Zeuglodont and a Leathery turtle from the Eocene. Proc. Zool. Soc. London 1920.

[5]) Lydekker, Indian Tertiary Vertebrata III. Eocene Chelonia; Palaeont. Indica 1887.

[6]) Baur, G., Osteologische Notizen über Reptilien. Fortsetzung II. Die Halswirbel der Testudinaten. Zoolog. Anzeiger 1887. — Vaillant, L., Mémoire sur la disposition des vertèbres cervicales chez les Chéloniens. Ann. des Sciences Naturelles. Paris 1879—1880. — Hay 75. — Die Angaben über Triassochelys verdanke ich Prof. Jaekel, der auf meine Bitte hin so liebenswürdig war, das Stück eigens zu präparieren, zu untersuchen und mir Skizzen zu schicken.

Triassochelys	1 2()3()4()5()6()7()8(
Kallokibotium	3()4()5()6()7()8(
Carettochelys	1((2((3((4((5((6((7((8)
Trionyx	1((2((3((4((5((6((7((8—
Chelydidae	1((2((3((4((5))6))7((8)
Testudinidae, Emydidae, Platysternidae	1((2((3((4))5))6))7((8)
Chelydra, Chelone, Dermochelys	1((2((3((4))5))6))7))8)
Baena	1 2((3 (4()5)6)7)8)
Chisternum	1((2((3))4))5))6))7))8)
Test. graeca, Emydidae, Chelys	1((2((3))4))5))6))7((8)
Staurotypus, Cinosternum	1((2((3))4))5))6))7))8)
Testudo sp.	1((2))3))4))5))6))7((8)
Pelomedusidae, Dermatemys	1((2))3))4))5))6))7))8)
Testudo Leithii	1))2))3))4))5))6))7((8)

Nach unserer heutigen Kenntnis kann ebenso gut jenes Stadium als das primitivere gelten, in dem der zweite Halswirbel bikonvex ist, als jenes, in dem ein bikonvexer fünfter Halswirbel vorliegt. Im ersteren Fall oder bei der Annahme, daß eine Bikonvexität des dritten primitiv ist (Chisternum!), kann man allerdings dann die Trionychiden ohne Schwierigkeit als besonders spezialisierte und früh abgezweigte Cryptodiren auffassen, bei denen sich die Bikonvexität des Halswirbels über den dritten, vierten und fünften hin gegen den achten so weit vorschob, daß lauter opisthocoele Wirbel übrig blieben. Testudo Leithii wäre in diesem Falle das entgegengesetzte Extrem.

Verschiebungen der verschiedenen Natur der Artikulation der Wirbel, wie sie sich in obiger Tabelle zeigen, fand übrigens Baur auch an den Schwanzwirbeln von Chelydra[1]).

Ein eigentümlicher Zug der Trionychiden, der gleichfalls erwähnt werden muß, ist, daß die Phalangenformel durch 23354 und nicht wie bei allen andern Schildkröten durch 23333 dargestellt wird, nur bei Carettochelys ist die Phalangenformel gleichfalls 23333. Es handelt sich also um eine schwache Hyperphalangie, wie solche auch unter den Mesosauriern (Noteosaurus) auftritt.

Im übrigen ist betreffs der Trionychiden zu bemerken, daß sich die eine sekundäre Panzerverstärkung aufweisende Carettochelys zu Anosteira genau so verhält wie Cinosternum zu Staurotypus[2])

[1]) Baur, Osteolog Notizen über Reptilien. Fortsetzung II. Zoolog. Anz. 1887.

[2]) Nopcsa, On a case of secondary adaptation in a tortoise. Annals Mag. Nat. Hist. London 1922.

und dann, daß man innerhalb der Trionychiden zwei Gruppen unterscheiden kann, die erstens durch das Vorhandensein oder Fehlen von Femoralklappen, zweitens durch den verschiedenartigen Reduktionsmodus der Callositäten des Plastron unterschieden werden können. Die großen Callositäten, welche die primitiven Formen schon im jugendlichen Stadium charakterisieren, kommen bei den spezialisierten Formen erst in späteren Lebensjahren zur Entwicklung. (Analogie „Weisheitszahn" der Menschen.)

Zu den Amphichelyden, die einige pleurodire Merkmale zeigen, die sich durch den Bau der Halswirbel gut von den Cryptodiren unterscheiden, die sich so der Triassochelys nähern, bei denen sich auch das Becken regelmäßig schwach an das Plastron befestigt, bei denen überzählige Rippen häufig sind, bei denen das Becken stets stark verknöchert ist, und fallweise (Kallokibotium) sogar die äußeren Nasenöffnungen getrennt sind, zählt Hay nur jene Formen, die mit Glyptops und Baena nahe verwandt sind, also Boremys[1]), Platychelys, Pleurosternum, Polysternum[2]), Kallokibotium, Thescelus, Compsemys, Neurankylus, Probaena, Chisternum, Craspedochelys, Tropidemys[3]), doch gehören, wie die Halswirbel von Tholemys definitiv zeigen, auch Tholemys und die mit ihr verwandte Plesiochelys[4]) ebenfalls in diese Gruppe. Außerdem möchte ich auch, hierin Siebenrock folgend, die Thalassemydiden[5]), Thalassemys, Chelonides, Eurysternum, Idiochelys, Hydropelta, Sontiochelys[6]), Desmemys zu den Amphichelyden stellen.

---

[1]) Laube, L., On a new Species of Aspideretes etc. Transact. Roy. Soc. Canada 1914. — Gilmore, Ch. W., New fossil turtles. Proc. U. S. Nat. Museum. Washington 1919.

[2]) Die große Anzahl von Mesoplastralelementen von Polysternum (Portis Mem. Soc. Palaeont. Suisse 1882) halte ich für pathologisch. Ähnliches kommt aber nur einseitig entwickelt auch bei Trachydermochelys (Andrews Ann. Mag. Nat. Hist. London 1922) vor.

[3]) Bloch, L., Tropidemys Langii. Denkschrift zur Eröffnung von Museum und Saal der Stadt Solothurn. Solothurn 1902.

[4]) Hooley, R. W., Note on a Tortoise from the Wealden. Geolog. Magazine. London 1900.

[5]) Oertel, Beiträge zur Kenntnis der oberjurassischen Schildkrötengattung Hydropelta. Centralbl. f. Min. Geolog. u. Palaeont. Stuttgart 1915. (Daselbst auch Besprechung von Idiochelys, Eurysternum). — Fraas, E., Thalassemys marina. Jahreshefte d. Vereins f. vaterl. Naturkunde. Stuttgart 1903.

[6]) Stache, G., Sontiochelys ein neuer Typus von Lurchschildkröten. Verhandl. k. k. geolog. Reichsanstalt. Wien 1905.

Der Tatsache, daß den Thalassemydiden ein Mesoplastron fehlt, kann kein großes Gewicht beigelegt werden, denn ein freilich verschieden stark entwickeltes Mesoplastron charakterisiert zwar die Baeniden, fehlt aber schon den Plesiochelyden, die jedoch, wie Tholemys beweist, noch bikonkave Halswirbel haben, also jedenfalls noch nicht kryptodir waren, dann ist auch die eine Gruppe der Pleurodiren durch ein Mesoplastron charakterisiert, während es der anderen abgeht, und endlich zeigt auch die zu den Thalassemydiden gehörende Desmemys ein Mesoplastron. Die Reduktion dieses Plastronelementes trat daher in mehreren Gruppen parallel auf. Auch die postmortale Schädelhaltung der fossilen von Lortet abgebildeten Thalassemydiden spricht gegen ihre cryptodire Natur. Phylogenetisch sind die überzähligen Hautschilder von Triassochelys, Baena und Boremys wichtig.

Siebenrock[1]) wies als erster auf die merkwürdige Erscheinung hin, daß bei den Thalassemydiden sowie bei den Pleurodiren (inkl. Proterochersis[2])), und wie ich hinzufüge, auch bei den Dermatemydiden[3]) die Neuralplatten äußerlich oft verschwinden (völlige Unterdrückung bei Chelodina, Emydura, Platyemys[4]), Sontiochelys), wogegen dies bei den echten Cheloniern niemals vorkommt. — Auch bei den mit den Dermatemydiden verwandten Cinosterniden[5]), dann bei Carettochelys, Anosteira, Pseudotrionyx[6]) und bei den Trionychiden findet sich dieser Zug wieder, er fehlt aber den Platysterniden[6]), dann allen Emydiden (Ausnahme Terrapane)[7]) und endlich auch allen jenen alten Formen, die mit Glyptops und Triassochelys verwandt sind.

Da dieser eigentümliche Zug offenbar eine Spezialisationserscheinung darstellt, können die Cheloniden nicht von Thalassemydiden stammen und ihre Ähnlichkeit beruht daher offenbar bloß auf Konvergenz. Als jüngster kretazischer Vertreter der Thalassemy-

---

[1]) Siebenrock, F., Ergebnisse einer zoolog. Forschungsreise von Dr. Franz Werner. IV. Krokodile und Schildkröten. Sitzber. k. Akad. der Wiss. math. naturw. Classe. Wien 1906.

[2]) Fraas, E., Proterochersis, eine pleurodire Schildkröte aus dem Keuper. Jahreshefte d. Ver. f. vaterl. Naturkunde. Stuttgart 1913.

[3]) Gilmore, Ch. W., Reptilian Faunas of the Torrejon Puerco etc. U. S. Geol. Surv. Professional Paper 119. Washington 1919.

[4]) Boulenger Cat.

[5]) Ders. Cat.

[6]) Ders. Cat.

[7]) Hay 75 und Boulenger Cat.

diden hat wohl Desmemys[1]) zu gelten, bei der noch ein Mesoplastron auftritt. Osteopygis[2]), Catapleura, Lytoloma, Erquellinesia und Rethechelys sind wohl sicher schon echte Cheloniden. Einerseits sind diese Formen wohl mit den Ahnen der Cheloniden verwandt, anderseits führen sie aber sowohl zu den Formen mit T-förmigem Nuchale (Toxochelys, Allopleuron[3]), Archeleon) als auch zu solchen Formen, bei denen das Nuchale keine lateralen Flügel zeigt (Chelone, Dermochelys).

Innerhalb der Pleurodiren hat man naturgemäß, wie dies von Boulenger nachgewiesen wurde, Chelyden und Pelomedusiden zu unterscheiden, die Miolaniden[4]) (mit Miolania und Niolamia) lassen sich vorläufig am besten auch an die Pleurodiren fügen, obzwar deren systematische Stellung noch nicht feststeht, denn als sehr auffällig ist zu bezeichnen, daß bei diesen stark bepanzerten Formen weder Kopf noch Schwanz irgendwie retraktil war und nie unter der Schale verborgen wurde, was auf Verhältnisse hinweist, wie bei Chelydra oder den ältesten Testudinaten. Chelydra charakterisiert sich durch Dermalossifikationen des Schwanzes und recht geringen Panzer.

Im Jahre 1890 beschrieb Portis[5]) drei Wirbel eines Reptils, das er Progonosaurus pertinax nannte und mit Vorbehalt zu den Varaniden stellte. Ich selbst ließ in 1908 diesen Rest noch immer bei den Varaniden[6]), wies aber auf seine Eigentümlichkeiten hin, Fejérváry[7]) schloß ihn von den Varaniden aus. Bei dieser Lage der Dinge schien es nun äußerst erwünscht, die Systematik dieses Restes endlich zu fixieren, handelte es sich ja doch um eine jungtertiäre Form. Zwei Progonosauruswirbel haben eine transversal stark verbreitete, konkave Gelenkfläche, es kommen also Schildkröten, Eidechsen und Krokodile in Betracht. Die rückwärtige

---

[1]) Wegner, Desmemys Bertelsmanni, ein Beitrag zur Kenntnis der Thalassemydidae. Palaeontographica. Stuttgart 1911.

[2]) Hay 75.

[3]) Winkler, Les Tortues fossiles conservés dans le Musée Teyler. Archives du Musée Teyler. Harlem 1869.

[4]) Zuletzt hierüber Regan, C. T., British Antarctic (Terra nova) Expedition. Zoology Part I, Fishes, Miolania. London 1914.

[5]) Portis, A., I rettili pliocenici del Valdarno Superiore. Firenze 1890.

[6]) Nopcsa, F., Zur Kenntnis der fossilen Eidechsen. Beitr. z. Palaeont. und Geolog. Österr.-Ungarns u. d. Orients. Wien 1908.

[7]) Fejérváry, G. J., Contributions to a Monography on fossil Varanidae and on Megalanidae. Annales Musei Hungarici. Budapest 1918.

Gelenkfläche fehlt beiden Wirbeln. Die Praezygapophyse eines dieser Wirbel ist relativ hoch gelegen, sie hat eine ziemlich steil gestellte Gelenkfläche, ist also von der Zygapophyse der Krokodile verschieden. An dem rückwärtigen Teil des Zentrums des einen Wirbels ist eine, jetzt allerdings zum größten Teil fehlende, basale Crista vorhanden gewesen, ferner läßt sich, obzwar Portis dies nicht erwähnt, an der Abbildung eines dieser zwei Wirbel beiderseits noch der Ansatz zu einem starken Processus transversus erkennen, der von dem Wirbelbogen entspringt, und endlich zerfällt die konkave Gelenkfläche teilweise in zwei Hälften, die nebeneinander liegen.

Der dritte von Portis abgebildete und beschriebene Wirbel ist ähnlich gebaut wie die beiden andern, doch ist sein Zentrum dorsoventral flach, dann liegt der sehr starke Processus transversus bedeutend tiefer und endet mit einem gerundeten Ende. Auch bei diesem Wirbel zeigt die erhaltene Gelenkfläche wieder einen eigentümlichen Bau, sie ist nämlich tief konkav in der Mitte und flach, ja fast konvex an den beiden Flanken. So kräftige Processus transversi wie an den vorliegenden Wirbeln finden sich bei den Squamaten nur in der vorderen Schwanzregion, mit Wirbeln dieser Region haben aber die Progonosauruswirbel sonst aber nur wenig gemein, denn es spricht namentlich das dicke Ende des Processus transversus gegen so eine Bestimmung und mit Krokodilwirbeln lassen sich die Stücke noch weniger vergleichen, denn bei diesen Tieren zeigt das Zentrum weder an den Lendenwirbeln, noch an den Schwanzwirbeln eine starke transversale Verbreitung. Vergleicht man die Progonosauruswirbel mit jenen der Pleurodiren und namentlich Sternothaerus, so sieht man, daß sie den gleichen Bau zeigen. Processus transversi sind bei den Pleurodiren stets vorhanden und zwar nicht nur in der bei Progonosaurus entwickelten Form, sondern auch in derselben Lage. — Während nun aber bei Chelys einer der sieben Halswirbel (exkl. Atlas) stets bikonvex und der siebente und weiterer (Nr. 3 resp. 5) bikonkav sind, so daß bei diesem Tiere bloß vier konkavo-konvexe Wirbel existieren, deren Größe naturgemäß stark differiert, dann alle Wirbel bei Chelys lateral komprimiert sind, sind im Gegensatze zu Chelys bei Sternothaerus alle Wirbel vom dritten an konkavo-konvex und dann sind die Gelenkflächen der Centra transversal verbreitet, und endlich macht sich an der Gelenkfläche des achten Wirbels eine schwache Zweiteilung bemerkbar.

Da sich dieses alles bei Progonosaurus wieder findet und Portis in der zitierten Arbeit von Pliochelys aus dem Valdarno

auch Schildkrötenpanzer-Fragmente beschreibt die auf das Vorkommen einer sehr großen Pleurodire weisen, eine sternothaerusartige Form schließlich auch aus dem Miozän bekannt ist[1]), so scheint es gar nicht unmöglich, daß die als Progonosaurus beschriebenen Wirbel zu Pliochelys gehören.

Es ergeben sich so für die Schildkröten systematisch drei Unterordnungen: Amphichelydae, Pleurodira und Cryptodira. Die Amphichelydae umfassen Triassochelydae, Proterochersidae, Baenidae, Plesiochelydae und Thalassemychidae; die Pleurodira die Familien Pelomedusidae und Chelydidae; die Cryptodira endlich die Familien Dermatemydidae, Emychidae, Chelonidae, Trionychidae, Cinosternidae, Chelydridae und Pletysternidae. Testudininae und Dermochelynae sind Unterfämilien.

7. Eunotosaurus

Eine eigentümliche aus dem Tapinocephalusniveau der Karoo bekannte Form, über die bisher nur wenig bekannt ist, ist der von Watson beschriebene Eunotosaurus. Seeley[2]) beschrieb das erste Stück, Watson[3]) erweiterte unsere Kenntnis, Huene[4]) besprach ihren systematischen Wert. Am Schädel fallen in erster Linie die zusammenfließenden äußeren Nasenöffnungen auf, am Rücken die langen sowie bei Triassochelys noch Reste des Notochords aufweisenden, tief sanduhrförmigen Wirbel, die Artikulation der vorderen Rumpfrippen ist fast intervetrebral, die rückwärtigen artikulieren in der Mitte des Zentrums. Die Rippen sind stark verbreitert, so daß sie sich berühren. Sie erheben sich, was noch merkwürdiger ist, in einem hoch geschwungenen Bogen beiderseits über die Neurapophysen. Die erste und zehnte Rippe sind schmal, Becken und Schultergürtel sind etwa nach dem Procolophontypus gebaut, Dermalossifikationen waren vorhanden.

---

[1]) Portis, Les Chéloniens de la Molasse Vaudoise. Mem. Soc. Paléont. Suisse. Vol. IX. 1882. (Unter dem Namen Pleurosternum miocaenicum.)

[2]) Seeley, H. G., A new Reptile from Weltevreden. Quart. Journ. Geol. Soc. London 1892.

[3]) Watson, D. M. S., Eunotosaurus africanus and the Ancestry of the Chelonia. Proc. Zool. Soc. London 1914.

[4]) Huene, F., Sclerosaurus und seine Beziehungen zu anderen Cotylosauriern und zu den Schildkröten. Zeitschr. f. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre. Berlin 1920.

Wie Watson und Huene betonen, ist Eunotosaurus ein Reptil, das in vielen an die Testudinaten erinnert, und obzwar ich nicht glaube, daß bloß durch Erweiterung der rückwärtigen Rippen der Schultergürtel unter die Rippen rutschen könnte, denn sonst müßten doch auch jene Rippen unter die anderen kommen, auf denen der Schultergürtel aufliegt, ich vielmehr auch eine starke Verkürzung jener Rippen annehmen zu müssen glaube, auf der die Scapula aufliegt, so ändert dies doch nichts daran, daß im Eunotosaurus eine Form vorliegt, die mit den Ahnen der Testudinaten verwandt ist. Da latente Homoplasie sehr häufig auf Verwandtschaft hinweist, so füge ich den Bemerkungen Huenes und Watsons hinzu, daß auch bei den Diadectiden selbst, also gerade bei jenen Tieren, von denen die Schildkröten abstammen sollen, eine einzig dastehende Rippenverbreiterung auftritt. Eine ganz erhebliche Verbreiterung der vordersten Rumpfrippen tritt bei Disparactus[1]) auf, bei Diadectes[2]) schieben sich aber des weiteren zwischen die Scapula und die Rippen noch einige Knochenplatten ein. Dies zeigt, daß dieselbe Tendenz, die bei den Schildkröten zur Bildung des Panzers führte, auch den Eunotosauriern und Diadectiden nicht fremd war, und zu allen diesen Beobachtungen füge ich hier noch hinzu, daß sich auch bei einigen Schildkröten an der Haut spärlich Reste von Schuppen[3]), bei Chelys ferner[4]) Knochenkerne finden; die Deutung dieser Züge soll jedoch erst im phylogenetischen Teil dieser Arbeit besprochen werden.

8. **Lystrosaurus** (Tab. I, Fig. 3)

kann als der am stärksten spezialisierte Vertreter einer scharf umschriebenen Gruppe gelten, die zahnarme Formen enthält, wie Endothiodon und Esotherodon (vorwiegend in der Endothiodonzone); dann ganz zahnlose Formen wie Kistecephalus (nach ihm die auf die Endothiodonzone folgende Zone benannt) und Geikia, bei denen sich die Schädelknochen so wie bei Brookesia unter den Chamele-

---

[1]) Williston-Case-Mehl, Permocarboniferous Vertebrates from New Mexico. Carneg. Inst. of Washington. Publ. 181. Washington 1913.

[2]) Case, E. C. A., Revision of the Cotylosauria of North America. Carneg. Inst. of Washington. Publ. 145. Washington 1911.

[3]) Schmidt, Über Schuppenrudimente und Hautsinnesorgane bei Emydura. Zoologischer Anzeiger 1921.

[4]) Hay, O. P., Phylogeny of Shell of Testudinata. Journal of Morphology 1922.

onten schützend über die Schläfengruben, die Augen- oder Nasenöffnungen verbreiten, und endlich solche, bei denen sich, wenigstens beim Männchen, ein Hauer findet (Gordonia, Keirognathus, Dicynodon, Kannemeyeria, Prolystrosaurus, Lystrosaurus); bei der zweiten Gruppe springt, wo sich in der dritten der Eckzahn befindet, der Kieferknochen vor. Diese dreifache Entwicklung charakterisiert, wie mir scheint, recht gut die drei Unterabteilungen der Anomodontia. Aus der ersten älteren dieser Unterabteilungen stammen offenbar die beiden anderen jüngeren.

In Südafrika findet sich Kistecephalus knapp unter den Schichten mit Lystrosaurus, Procolophon über denselben. In Europa treten Geikia und Elginia zusammen auf, dazu kommt noch ein Udenodontier (Gordonia), darüber liegen die Schichten mit Telerpeton, die der mittleren Trias entsprechen, und so macht es denn den Eindruck, als ob die Geikia führenden Schichten etwa dem Lystrosaurus- oder Kistecephalusniveau entsprechen würden. Eingehende Schilderungen der Anomodontier sensu stricto liegen, wenn man von Owens älteren Arbeiten absieht und dann natürlich auch jene außer acht läßt, die einfach neue Artenbeschreibungen enthalten, von folgenden Verfassern vor: Broili[1]), Broom[2]), Hoepen[3]), Huene[4]), Jaekel[5]),

---

[1]) Broili, F., Ein Dicynodontierrest aus der Karooformation. Neues Jahrb. f. Min., Geol. u. Palaeont. 1908 (Lystrosaurus).

[2]) Broom, R., Structure of the palate in Dicynodon. Transact. S. African Philos. Soc. 1901. — Ders., Structure and affinities of Oudenodon. Proc. Zool. Soc. London 1901. — Ders., On the Shoulder girdle in Lystrosaurus. Ann. S. African Museum 1903. — Ders., On Remains of Lystrosaurus. Records Albany Museum 1903. — Ders., Points of Anatomy of the Anomodont Skull. Records Albany Museum 1904. — Ders., Structure and affinities of the Endothiodont Reptiles. Transact. S. Afric. Philos. Soc. 1905. — Ders., Structure of the internal ear etc. in Dicynodon. Proc. Zool. Soc. London 1912. — Ders., Points in the Structure of the Dicynodont Skull. Annals S. African Museum 1912. — Ders., The Broom Fossil Reptile Collection. Amer. Museum Journal 1914. — Ders., The Anomodont genera Pristerodon and Tropidosoma. Proc. Zool. Soc. London 1915.

[3]) Hoepen, van, Bijdragen tot de Kennis der Reptilien van de Karooformation. Annals Transvaal Museum. Pretoria 1913. — Ders., Contributions to the knowledge of the Reptiles of the Karooformation. 2. The lower jaw of Lystrosaurus. Annals Transvaal Museum. Praetoria 1914. — Ders., Contributions etc. 4. Skull and Remains of Lystrosaurus. Annals Transvaal Museum. Praetoria 1915.

[4]) Huene, F., Zur Osteologie des Dicynodonschädels. Palaeontolog. Zeitschrift. Berlin 1922.

[5]) Jaekel, Über den Schädelbau der Dicynodonten. Sitz.-Ber. Ges. Naturforsch. Freunde. Berlin 1904. — Ders., Die Wirbeltiere. Eine Übersicht. Berlin 1911.

Newton[1]), Seeley[2]), Sollas[3]), Watson[4]). Eine Übersicht der Dicynodontier gab Haughton[5]). Die Literatur über diese Gruppe ist, wie man sieht, recht groß, im Literaturverzeichnis wurden nur die wichtigeren Arbeiten zitiert. Das Becken zeigt ein paariges Foramen pubo-ischiadicum (Tab. V, Fig. 5), der Schädel bloß einen oberen Schläfenbogen. Der Schultergürtel zeigt im wesentlichen denselben Bau wie bei den Dinocephaliern und der Oberarm schwingt bei den permischen Formen bloß in einer horizontal liegenden Ebene, bei der triadischen Kannemeyeria zeigt er aber größere Bewegungsfreiheit. Ventralrippen fehlen wie bei allen hochbeinigen quadrupeden Reptilien.

Die Formen wie Lystrosaurus zeigen ein wenig verknöchertes Tarsal- und Karpalgelenk und die Füße scheinen bei ihnen robbenartig nach hinten gestreckt gewesen zu sein, um das infolge des kurzen Schwanzes fehlende Steuerorgan zu ersetzen. Da bei den Endothiodonten der allgemeine Bau des Schädels mehr an die Dicynodontier als an die Lystrosaurier erinnert, so erkennt man, daß letztere nur einen aberranten Ast der Dicynodontier repräsentieren. Während bei den Lystrosauriern Hauer bei beiden Geschlechtern vorkommen, sie sich also hierin ähnlich wie die Renntiere verhalten, bei welchen beide Geschlechter Hörner tragen, tritt bei den Dicynodontiern, so wie bei den übrigen heutigen Cerviden, nur bei dem Männchen die Geschlechtszier auf. Bei den als Udenodon beschriebenen Weibchen ist der Hauer ganz reduziert, und wenn er sich manchmal rudimentär bei dem einen oder anderen Exemplar findet, so ist dies wohl als sexuelle Abnormität zu deuten. Daß so eine Abnormität im Tierreiche häufig ist, ist an der Hahnenfiedrigkeit mancher Vögel leicht zu beweisen.

---

[1]) Newton, On some New Reptiles from the Elgin Sandstone. Phil. Trans. Roy. Soc. London 1892.

[2]) Seeley, H. G., Researches on Structure and Organisation of fossil Reptiles. V. Associated bones of a small Anomodont. Phil. Trans. Roy. Soc. London 1889. — Ders., Researches etc. VI. Anomodont Reptilia. Phil. Trans. Roy. Soc. London 1889. — Ders., On further Evidence of Endothiodon. Quart. Journ. Geol. Soc. London 1892. — Ders., On Oudenodon (Aulacocephalus) pithecops. Geol. Magazine. London 1898.

[3]) Sollas-Sollas, A Study of the Skull of a Dicynodon. Phil. Trans. Roy. Soc. London 1913. — Ders., On the Structure of the Dicynodont Skull. Phil. Trans. Roy. Soc. London 1916.

[4]) Watson, The Skeleton of Lystrosaurus. Rec. Albany Museum 1912. — Ders., Dicynodon Halli an Anomodont from. S. Africa Ann. Mag. Nat. Hist. 1914.

[5]) Haughton, Investigations in S. African fossil Reptiles. Part 10. Descriptive Catalogue of Anomodontia. Annals S. African Museum 1917.

Watson stellt alle Anomondontier (sensu stricto) als Ordnung in die Oberordnung Anomodontia, Abel läßt sie bloß als Unterordnung der Theriodontier gelten, Broom betonte die nahe Verwandtschaft der primitiveren Dicynodontier mit den primitiven Theriodontiern. Da die Gruppe eine geschlossene Einheit darstellt, so wird es bei der Frage, welcher Wert der ganzen Gruppe zukommt, in erster Linie von Belang sein zu erkennen, ob sich unter Watsons Anomodontiern etwa nicht auch von den allgemeinen Bau abweichend entwickelte Formen finden, die sich den Dicynodontiern nähern, dabei aber doch eine selbständige Stellung haben.

Durch Broom und Haughton wurde eine Reihe kleiner südafrikanischer Formen bekannt (Galechirus [1]), Galaeops [2]), Galaeopus [3]), Macroscelorosaurus [4]), die ein gleiches T-förmiges Squamosum haben, wie die Dicynodontier, dann einen ähnlichen Unterkiefer zeigen, die ferner auch im Bau des Schultergürtels mit Scapula, Praecoracoid, Coracoid und recht breiter Interclavicula den Dicynodontiern ähneln, deren Becken sich aber von jenem der Dicynodontier dadurch unterscheidet, daß kein paariges Foramen puboischiadicum auftritt. Die antero-posteriore Ausdehnung des Iliums ist bei Galechirus und seinen Verwandten, die als Dromasaurier zusammengefaßt werden, viel geringer als bei Endothiodon oder gar Lystrosaurus, seine Phalangenformel ist aber dieselbe wie bei den Anomodontiern, und dies spricht für langsame Lokomotion in beiden Gruppen. Im Gegensatze zu den Dicynodontiern, bei denen Ventralrippen fehlen, treten sie bei den Dromasauriern auf. In diesem Punkte verhalten sich also die Dromasaurier zu den großen Dicynodontiern so wie die Procolophoniden zu den Pareiasauriden. Im Vereine mit dem Bau des Beckens ist der letztgenannte Zug ein Charakter, der sich unter den Cotylosauriern nur bei den Procolophoniern findet, dann aber wieder bei den primitiven Pelycosauriern auftritt. So schließen sich die Dromasaurier zunächst an die Dicynodontier an, als deren Vorfahren sie gelten können, ander-

---

[1]) Broom, R., On Some New fossil Reptiles from the Karoo. Trans. S. African Philos. Soc. 1907.

[2]) Ders., On some New fossil Reptiles from the Permian and Triassic. Proc. Zool. Soc. London 1912.

[3]) Ders., Comparison of Permian Reptiles of North America and South Africa. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New York 1910. — Ders., The Origin of Mammals. Phil. Trans. Roy. Soc. London 1915.

[4]) Haughton, Investigation in S. African Fossil Reptiles and Amphibia. Part 11. Some new carnivorous Therapsida. Ann. S. African Museum 1918.

seits sind sie aber dennoch recht primitiv. Der stark entwickelte Canin, der alle Dicynodontier charakterisiert (hierher gehört wohl auch Ptychocynodon Seeley), geht den Dromasauriern noch ab, die großen Orbitae sind aber schon vorhanden. Das geologische Alter der Dromasaurier spricht auch nicht gegen diese Hypothese, denn die Dromasaurier haben ihre Hauptentwicklung in der Tapinocephaluszone, die unter der Endothiodonzone liegt. So wird der Inhalt der Anomodontier durch Hinzuzählen der Dromasaurier wesentlich erweitert, und da nun die Endothiodontier (ein Entwicklungsstadium!), ferner die Kistecephalier und Dicynodontier wenigstens den Wert von Familien haben (die im Habitus walroßartigen Lystrosaurier sind als eine Unterfamilie der Dicynodontidae zu betrachten), so muß man die Dromasaurier und die Anomodontier für je eine Unterordnung halten, die zusammen eine neue Ordnung, die Chainosaurier, bilden. Das griechische Wort *χαινειν* (= schnappen) wähle ich deshalb zur Wortbildung, weil die spezialisiertesten dieser Tiere wegen ihres Schnabels nur schnappen konnten.

9. Gomphognathus (Tab. I, Fig. 4)

Gomphognathus ist, wie Broom[1]), Seeley[2]) und Watson[3]) in Übereinstimmung erklären, das Endprodukt einer Reihe, die anfangs karnivore Anpassung zeigt und in äußerst vielen Punkten ihres Schädels sich auffallend den Monotremen nähert. Das Studium

---

[1]) Broom, Presence of a pair of appearently distinct Praevomers in Gomphognathus. Journ. Anat. and Physiology. London 1896. — Ders., Points of Anatomy of Theriodont Diademodon. Proc. Zool. Soc. London 1905. — Ders., On the Shoulder girdle of Cynognathus. Ann. S. Afric. Museum 1908. — Ders., On the Skull of Cynodont Reptiles. Proc. Zool. Soc. London 1911. — Ders., On a New Type of Cynodont reptile. Ann. S. African Museum 1912. — Ders., On the Structure of the Skulls in Cynodont Reptiles. Proc. Zool. Soc. London 1913. — Ders., On evidence of a Mammal like dental Succession in the Cynodont Reptiles. Bull. Amer. Mus. Nat. hist. New York 1913. — Ders., On the genus Gomphognathus and its allies. Records Albany Museum 1919.

[2]) Seeley, H. G., Researches on the Structure etc. of Fossil Reptiles. Part IX 3. On Diademodon. IX 4. On Gomphodontia. IX 5. On the Skeleton in New Cynodontia. Phil. Trans. Roy. Soc. London 1894. — Ders., Additional evidence as to dentition and Structure of Skull in Diademodon. Proc. Zool. Soc. London 1908.

[3]) Watson, D. M. S., The Skull of Diademodon. Ann. Mag. Nat. hist. London 1911. — Ders., On a new Cynodont from the Stormberg. Geolog. Magazine. London 1913. — Ders., Further Notes on Skull Brain and Organs of a Special sence in Diademodon. Ann. Mag. Nat. Hist. London 1913. — Ders., On the Cynodontia. Ann. Mag. Nat. Hist. London 1920.

dieser Gruppe ist die ureigenste Domäne jener Palaeontologen, denen südafrikanisches Materials vorliegt, also Brooms, Haughtons und Watsons. Da nun Watson selbst in seiner neuesten Bearbeitung der Gruppe zu dem freilich unerfreulichen Resultate gelangte, daß wir wegen unserer mangelhaften Kenntnis des Rumpfskelettes dieser Tiere nichts Sicheres über deren Systematik wissen, so scheint es vorerst auch an dieser Stelle ein überflüssiges Unternehmen, eine Systematik dieser Tiere zu versuchen, aber ungeachtet dieser Schwierigkeit muß dennoch darauf hingewiesen werden, daß sich auch unter den Theriodontiern recht verschiedene Formen finden. Als die allerspezialisiertesten haben jedenfalls jene Formen zu gelten, bei denen sich ein doppelter Gaumen und echte Molaren finden, die zwar unregelmäßigen aber immerhin mehr höckerigen Bau zeigen und an die Embryonalzähne von Ornithorhynchus erinnern. Es sind dies die als Tritheledon[1]), Protacmon[2]), Diademodon, Pachygenelus[3]), Octogomphus[4]), Trinaxodon[5]) und Microgomphodon[6]) beschriebenen Reptilien. Bei diesen zeigen die Rumpfrippen ein merkwürdiges Ineinandergreifen und das Becken ein paariges Foramen pubo-ischiadicum. Als zweite Gruppe von Theriodontiern haben die gleichfalls einen sekundären Gaumen aufweisenden eigentümlichen Formen wie Bauria[7]), Melinodon[8]) und Sesamodon[9]) zu gelten, von denen man nur den Schädel kennt; eine dritte Gruppe hat zwar mehrzinkige aber noch linguolabial recht stark komprimierte Zähne und dabei verbreitete Rippen, sie schließt sich daher der ersten enge an und umfaßt Cynognathus, Galesaurus[10]), Nythosaurus[11]), Ictidopsis[12]), Cynosuchus[13]) und möglicherweise

---

[1]) Broom, On a new type of Cynodont from the Stormberg. Ann. S. African Museum 1912.

[2]) Watson, On the Cynodontia. Ann. Mag. Nat. hist. London 1920.

[3]) Desgl., On a new Cynodont fom the Stormberg. Geolog. Mag. London 1913.

[4]) Broom, On the genus Gomphognathus and its allies. Records Albany Museum 1919.

[5]) Watson, On the Cynodontia. Loc. cit. 1920.

[6]) Ders., Notes on some new carnivorous Therapsids. Proc. Zool. Soc. London 1914.

[7]) Broom, On the Skulls of Cynodont Reptiles. Loc. cit. 1911.

[8]) Ders., On the Skulls etc. Loc. cit. 1911.

[9]) Ders., On the Skulls etc. Loc. cit. 1911.

[10]) Watson, On the Cynodontia. Loc. cit. 1920.

[11]) Broom, On the Skulls etc. Loc. cit. 1911. — Ders., On the Structure of the Skull in Cynodont. Reptiles Proc. Zool. Soc. London 1913.

[12]) Haughton, On the genus Ictidopsis. Annals Durban Museum 1920.

[13]) Ders., Investigat. in S. Afric. Fossil Reptiles a. Amphibia 11. On Some New S. African Therapsida. Ann. S. African Museum 1918.

Tribolodon[1]). Viertens gibt es eine große Gruppe mit kegelförmigen Zähnen, unter denen sich in der Regel große Eckzähne bemerkbar machen. Die Tiere dieser Gruppe haben bald breite, bald schmale Parietalregion, ein geschlossenes Gaumendach ist nur fallweise vorhanden, und zwar meist bei den Formen mit breitem Parietale, wogegen es bei denen mit schmalem Parietale nur dort auftritt, wo die Zahnreduktion am weitesten vorgeschritten ist, und endlich kann man in dieser Gruppe Formen mit zahlreichen und Formen mit wenigen Molaren unterscheiden.

In der mit der breiten Parietalregion versehenen Gruppe bilden die von Broom Gorgonopsiden genannten Formen die durch Molarreduktion und durch eine eigentümliche Treppe des Zwischenkiefers sowie einem entsprechenden Aufsteigen des Unterkiefers charakterisiert sind eine geschlossene Gruppe. In diese gehören die Genera: Gorgonops[2]), Arctops[3]), Leptotrachelus[4]), Asthenognathus[5]), Scymnognathus[6]), Scylacops[7]), Galesuchus[8]) und Gorgonognathus[9]), Lycosaurus[10]), Arctognathus[11]). Diese Formen haben alle einen großen Canin.

Da Arctognathus und Lycosaurus sich durch ihren gebogenen Kiefer von dem einen geraden und gestreckten Kiefer aufweisenden Gorgonops gut unterscheiden, muß dies in der Systematik zum Ausdrucke gebracht werden. Primitiver als diese sind Formen, die bei breiter Stirne auch einen großen Canin, aber zahlreichere Molaren haben, also Akidognathus[12]), Aelurosuchus[13]) und möglicher-

---

[1]) Seeley, Researches in Structure and Organisation etc. Part IX, Sect. 1. On the Therosuchia. Phil. Trans. Roy. Soc. London 1894.

[2]) Watson, The Bases of Classification of the Theriodontia. Proc. Zool. Soc. London 1921.

[3]) Ders., The Bases etc. loc. cit. 1921.

[4]) Ders., The Bases etc. loc. cit. 1921.

[5]) Broom, Permian Triassic and Jurassic Reptiles. Bull. Amer. Mus. Nat. Inst. New York 1915.

[6]) Ders., On the Gorgonopsia a Suborder of Mammal-like reptiles. Proc. Zool. Soc. London 1913.

[7]) Ders., On the Gorgonopsia loc. cit. 1913.

[8]) Haughton, Investigations etc. Part 5—9 (Part 7. on some new Gorgonopsians). Ann. S.-Afric Mus. 1915.

[9]) Ders., Investigations etc. Part 5—9 loc. cit. 1915.

[10]) Watson, The Bases etc. loc. cit. 1921.

[11]) Ders., The Bases etc. loc. cit. 1921.

[12]) Haughton, Investigations etc. Part 11. Ann. S.-Afric Museum 1918.

[13]) Broom, On a new Cynodont reptile Aelorosuchus. Trans. S.-Afric. Phil. Soc. 1906.

weise Ictidognathus[1]). Als die allerprimitivsten müssen in dieser Gruppe endlich jene Typen gelten, bei denen gleichfalls eine breite Stirne und zahlreiche Molaren auftreten, ein gut entwickelter Canin aber noch fehlt. Diese Formen sind Icticephalus[2]) und Scaloposaurus[3]). Die Gorgonopsider kann man demgemäß in Gorgonopsidae ohne suborbitalem Durchbruch und Scaloposauridae mit suborbitalem Durchbruche trennen, wobei Genera wie Akidognathus noch zu den Scaloposaurinae gestellt werden müssen, wie das Haughton vorschlägt.

Auch unter den Formen mit schmalem Parietale begegnet man einer Gruppe, die Molarenreduktion aufweist, und zwar umfaßt diese Gruppe die Formen Lycosuchus[4]) Hyaenosuchus[5]), Moschorhinus[6]) und Whaitsia[7]). Sie verbindet sich durch Lycosuchus mit einer zweiten, bei der die Zahl der Backenzähne etwas größer ist, das Parietale den gleichen Bau zeigt, nämlich der Gruppe: Glanosuchus[8]), Aelurosaurus[9]), Aloposaurus[10]), Alopecopsis[11]), Trochosaurus[12]) und Trochosuchus[13]). Bei einigen Formen innerhalb dieser zwei Gruppen nämlich Lycosuchus, Hyaenosuchus, Alopecognathus, Aloposaurus, Trochosaurus und Trochosuchus ist eine Verdoppelung des Canin bemerkbar. Offenbar liegt hier die Vererbung einer teratologischen Eigenschaft vor, denn Füchse mit doppeltem Canin

---

[1]) Broom, On some new S.-African Permian reptiles. Proc. Zool. Soc. London 1913.

[2]) Ders., On some new Carnivourous Therapsides. Proc. Zool. Soc. London 1915.

[3]) Ders., Comparison of Permian Reptiles of North America with those of S. Africa. Bull. Amer. Mus. Nat. hist. New York 1910.

[4]) Broom, An almost perfect Skull of a new reptile Lycosuchus. Trans. S. Afric Philos. Soc. 1903.

[5]) Ders., On some new Therocephalian Reptiles. Ann. S. Afric Museum 1908.

[6]) Ders., On some new Therocephalian Reptiles from the Karoo. Proc. Zool. Soc. London 1920.

[7]) Haughton, Investigations etc. Part 11 loc. cit. 1918.

[8]) Broom, On Two new Therocephalian Reptiles. Trans. S. Afric. Philos. Soc. 1904.

[9]) Seeley, Researches on Structure Organisation of Fossil Reptilia. Part IX, Sect 1. On the Therosuchia. Phil. Trans. roy. Soc. London 1894.

[10]) Broom, Comparison of Permian Reptiles of North America etc. Loc. cit. 1910.

[11]) Ders., On some new Therocephalian reptiles from the Karoo. Proc. Zool. Soc. London 1920.

[12]) Ders., Permian Triassic and Jurassic Reptiles. Bull. Amer. Mus. Nat. hist. New York 1915.

[13]) Ders., On Some new Therocephalian Reptiles. Ann. S. Afric. Mus. Vol. IV. 1908.

sind einerseits von Lydekker beschrieben worden, andererseits weiß man, daß sich gar manche teratologische Erscheinung vererbt. Bei Menschen wurden z. B. Fälle von Vererbung teratologischer Syndaktylie beobachtet, und in Südamerika und Ungarn führte eine immerhin recht ähnliche Syndaktylie bei Schweinen zur Bildung lokaler Rassen. — Die Formen mit doppeltem Canin könnten eine echte Reihe bilden.

Es scheint äußerst wahrscheinlich, daß alle Theriodontier mit teilweise reduzierten Zähnen und schmalem Parietale auf solche Formen zurückgehen, bei denen das Parietale gleichfalls zwar schmal, die Zahl der Zähne aber noch nicht reduziert war. — Solche Formen sind Ictidosuchus[1]), Alopecodon[2]) und Scylacosaurus[3]).

Innerhalb der Therocephalier, denn als solche faßt man alle schmalschädeligen Formen zusammen, sind daher Whaitsinae mit fehlenden Molaren und teilweise schon geschlossenem Gaumen, Lycosuchidae mit offenem Gaumen und Scylacosaurinae mit noch offenem Gaumen und nicht wie bei den Lycosuchidae reduziertem Molarenbau erkennbar. So zeigen sich dann in beiden Gruppen der Theriodontier nämlich den Gorgonopsiden und Therocephaliern parallele Entwicklungsrichtungen, nur schließt sich bei den Gorgonopsiden der Gaumen etwas früher als bei den Therocephaliern, wo dies nur bei Whaitsia erfolgt. Schließlich bleibt nach der Ausscheidung aller der zuvor erwähnten Formen noch eine große Anzahl übrig, die auf dürftige Reste basiert, vorläufig nicht klassifizierbar sind. Es sind dies die Genera: Cerdognathus, Cerdiodon, Cyniscodon, Galesuchus, Pristerognathus, Tigrisuchus, Scylacoides, Scylacorhinus. Die beiden zuletzt ganannten können zu den Scylacosauridae gehören.

Die Annahme, daß innerhalb der klassifizierbaren Theriodontier die Entwicklungsrichtung nicht durch die Breite der Parietalregion sondern die Reduktion der Zähne die Entwicklungshöhe hinwieder nicht durch die Reduktion der Zähne sondern durch Stirnbreite angezeigt werde, daß mit einem Wort sich stets aus Formen mit schmaler Stirne, bei gleichbleibendem Zahnbaue, solche mit breiter Stirne entwickelt hätten (resp. umgekehrt), kann deshalb nicht ak-

---

[1]) Broom, On some new Therocephalian reptiles from the Karroo. Proc. Zool. Soc. London 1920.

[2]) Ders., On some new Theroceph. rept. Ann. S. Afric. Mus. Vol. IV. 1908.

[3]) Ders., Comparison of Permian reptiles of North America etc. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New York 1910.

zeptiert werden, da gerade der Zahnbau Veränderungen leichter unterliegt als der Bau des Craniums.

Bei der Reichhaltigkeit der Schädelformen und bei der sonstigen Unkenntnis des Skelettes ist es für uns wichtig zu wissen, daß sich die meisten Theriodontier mit kegelförmigen Zähnen in den Tapinocephalusschichten finden und mehrere bis in die Kistecephaluszone persistieren, die Gorgonopsier hingegen inmitten der Tapinocephaluszone ähnlichen Fauna erst in der Kistecephaluszone erscheinen. Infolge der Kontinuität der sie begleitenden Fauna können sie als direkte Nachkommen der Theriodontier der Tapinocephalus Zeit gelten. Nach der Lystrosauruszone sind sie nicht bekannt. Die Cynodontier erscheinen erst in einem viel höheren Niveau der Karroo, das von dem unteren Komplex durch die ganz andere Lystrosauruszone getrennt ist und eine ganz andere Fauna und Andeutungen eines etwas trockeneren Klimas enthält. Im Gegensatz zu den Gorgonopsiden sind daher die Cynodontier offenbar nach Südafrika gewandert. Bei der in den Redbeds Afrikas noch stärker auftretenden Trockenheit gehen die Cynodontier zugrunde und Plataeosaurier treten auf. Analoge Veränderungen in der Art die Beute zu ergreifen wie jene, die innerhalb der Theriodontier zu Formen mit großem Canin (Gorgonopsiden) (Cynodontier) führten, lassen sich auch im Tertiär unter den carinvoren Mammaliern finden, hier führen sie schließlich zu der Entwicklung von Caniden und Feliden (Machaerodus!) und so wie unter den Formen mit gestrecktem Gebiß sich schließlich solche finden, die zum großen Teil herbivor werden (Bären), so tritt auch unter den Cynognathiern eine herbivore Form (Gomphognathus) auf.

Die Gründe, die gegen eine nähere systematische Vereinigung der Pelycosaurier und Theriodontier zu sprechen scheinen, liegen darin, daß beide Gruppen in verschiedenartigen Spitzen kulminieren.

10. **Mormosaurus** (Tab. I, Fig. 6)

Als Vertreter einer Gruppe der südafrikanischen Reptilien, die man nur relativ spät erkannte, hat Mormosaurus[1]) zu gelten. Die Dinocephalier haben das Maximum ihrer Entwicklung in der Tapinocephaluszone, sie sind also Zeitgenossen der primitiven Theriodontier; nach der Lystrosauruszone kommen sie nicht mehr vor.

[1]) Watson, The Dinocephalia an Order of Mammal-like Reptiles. Proc. Zool. Soc. London 1914.

Die erste Beschreibung eines schlecht erhaltenen Schädels eines Tieres dieser Gruppe (Tapiniocephalus) erfolgte schon durch Owen, später beschrieb Seeley[1]) Delphinognathus, dann gab er eine Neubeschreibung von Deuterosaurus und Rhophalodon, die später Huene[2]) und Watson[3]) besprachen, die übrigen gut erhaltenen Reste wurden dann von Broom[4]), Haughton[5]), Hoepen[6]) und Watson beschrieben. Einen sehr wichtigen Beitrag zur Kenntnis der hypothetischen Muskulatur der Tiere dieser Gruppe gaben Gregory[7]) und Camp.

Der auffallendste Zug am Schädel der spezialisierteren Dinocephalier ist die enorme Dicke der Knochen des eigentlichen Schädels, denen gegenüber die immerhin 2 cm dicken Gesichtsknochen schon entschieden dünn erscheinen. Mit dieser Hyperostose, die sich in einer ausgesprochenen Periostwucherung kund gibt, geht gleichzeitig eine ganz enorme Vergrößerung der Hypophysengrube einher. Zusammenhänge liegen sicher vor, doch wurde ihre Natur noch nicht erkannt. Bei den primitiven noch

---

[1]) Seeley, On Delphinognathus conocephalus from the middle Karroo beds. Quart. Journal Geol. Soc. London 1892. — Ders., Researches on Structure etc. Part VIII Further evidences of the skeleton in Deuterosaurus. Phil. Trans. Roy. Soc. London 1893.

[2]) Huene, Übersicht über die Reptilien der Trias. Geolog. u. Palaeontolog. Abhandl. Bd. X. 1902 (Phocosaurus).

[3]) Watson, The Dinocephalia loc. cit. 1914.

[4]) Broom, On the Skull of Tapinocephalus. Geolog. Mag. London 1909 (später von Watson Mormosaurus genannt). — Ders., Comparison of the Permian Reptiles of North America with those of S. Africa. Bull. Amer. Mus. Nat. hist. New York 1910 (Delphinognathus). — Ders., On some New S. African Reptiles. Proc. Zool. Soc. London 1911 (Moschops). — Ders., On some New fossil Reptiles from the Permian and Triassic beds of S. Africa. Proc. Zool. Soc. London 1912 (Taurops). — Ders., Further Comparison of South African Dinocephalians with American Pelycosaurus. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 1914 (Moschognathus). — Ders., The Origin of Mammals. Phil. Trans. Roy. Soc. London 1915 (Moschops).

[5]) Haughton, On the Skull of Tapinocephalus. Ann. S. Afric. Museum 1913 (Moschosaurus). — Ders., Investigations in S. Afric. foss. Rept. etc. Part 2. On a New Dinocephalian. Annals S. Afric. Mus. 1915 (Struthiocephalus). — Ders., Investigations etc. Part 6. On a new Type of Dinocephalian. Ann. S. Afric. Mus. 1915 (Moschosaurus).

[6]) Hoepen, van, A new Karroo Reptile. Annals Transvaal Museum. Praetoria 1916 (Jonkeria).

[7]) Gregory-Camp, Studies in Comparatione Myology and Osteology Nr. III. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New York 1918.

langschädeligen Dinocephaliern, so bei Moschosaurus fehlt diese Hyperostose.

Wie schon Huene bei der Besprechung von Deuterosaurus hervorhob, wie dies dann später Broom betonte, und Watson neuerdings erwähnte, ist namentlich im Baue des Kiefers, des Suspensoriums Mandibulae und dann auch in der Schädelbasis eine auffallende Parallele zwischen den spezialisierteren Pelycosauriern und den spezialisierteren Dinocephalieren zu bemerken. Da diese Ähnlichkeit bei den weniger spezialisierten Dinocephaliern (Moschosaurus, Rhaphalodon) und den weniger spezialisierten Pelycosauriern (Varanosaurus) noch nicht auftritt, so läßt sie sich nur so erklären, daß man entweder eine Abstammung der Dinocephalier von Dimetrodon annimmt, was natürlich wegen der Wirbel nicht angeht, oder daß man sie als die Folge der latenten Homoplasie auffaßt. Auch Broom[1]) legt der Ähnlichkeit der Unterkiefer von Moschosaurus und Dimetrodon kein besonderes Gewicht bei. Da die Zähne der Delphinognathier auf andere Kost weisen, als die Dimetrodon-Zähne, so kann man die Ähnlichkeit beider Gruppen nicht einfach als Konvergenz betrachten. Ein weiterer interessanter Zug beider Gruppen ist darin zu finden, daß sich sowohl bei den relativ primitiven Pelycosauriern als auch bei den Dinocephaliern zuweilen zwei Schläfengruben zeigen (Ophiacodon und Delphinognathus). Normalerweise ist bei den Dinocephaliern die obere Schläfengrube entwickelt, bei den Pelycosauriern aber die untere.

Daß sich innerhalb der Dinocephalier die Formen mit etwas verlängertem Schädel (Titanosuchus) und jene, wo der Schädel verkürzt ist (Moschops, Mormosaurus), aus rhophalodonartigen Typen (auch Moschosaurus) entwickelt haben dürften, scheint ziemlich evident, und daraus ergibt sich wiederum von selbst, weshalb die Titanosuchier ihre primitiven Züge stärker gewahrt haben als die anderen. Watsons Einteilung der Delphinognathier deckt sich mit dieser Hypothese.

Mit den Theriodontiern und Chainosauriern sind die Dinocephalier nur allgemein verwandt und irgend eine nähere Verwandtschaft mit nur einer der beiden Gruppen fehlt.

Theriodontia Anomodontia und Dinocephalia bilden zusammen die Gruppe (Oberordnung) Theromorpha.

---

[1]) Broom, Further Comparison etc. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New York 1914.

11. **Dimetrodon** (Taf. II, Fig. 2)

Dimetrodon ist im Schädel durch eine Schläfenöffnung, durch die treppenförmige Kontur des Oberkiefers, durch ein starkes Raubtiergebiß mit gekerbten Zähnen und großen Caninzahn charakterisiert; an der Wirbelsäule sind die abnorm langen Neurapophysen bemerkbar. Die Beckenelemente zeigen weder ein paariges Foramen puboischiadicum noch eine unpaare mediane Öffnung, Bauchrippen scheinen zu fehlen. Im Schultergürtel sind alle Elemente bis auf Cleithra vorhanden. Oberarm und Oberschenkel hatten so wie bei den primitiven Cotylosauriern, den primitiveren Theriodontiern und den Anomodontiern beim normalen Gange fast horizontale Lage. Die Phalangenzahl ist groß, die Phalangenformel der Hand 2, 3, 4, 5, 3, die fünfte Zehe ist abgespreizt, die vierte ist die längste. Beschrieben wurden Dimetrodon und seine Verwandten (Bathygnathus, Tetraceratops) namentlich von Case[1]) in einer Monographie, ferner in neuester Zeit von Broom[2]), Matthew[3]), auch Watson[4]) hat diese Arten besprochen, der letzte Beitrag stammt von Gilmore[5]).

Durch etwas kürzere Rückenstacheln, schlankere Extremitäten, deren Gelenkenden aber nicht gut verknöchern, und durch ein weniger modifiziertes Gebiß unterscheidet sich Clepsydrops[6]) von der besprochenen Form, doch ist sie mit ihr nahe verwandt, ferner gehört auch Sphenacodon[7]) in diese Gruppe, aber bei diesem

---

[1]) Case, Revision of the Pelycosauria of North America. Carneg. Inst. of Washington, Publ. 55. Washington 1907. — Description of a Skeleton of Dimetrodon. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New York 1910.

[2]) Broom, Comparison of Permian Reptiles etc. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New York 1914.

[3]) Matthew, A Fore horned Pelycosaurian from the Permian. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New York 1908.

[4]) Watson, Bases of a Classification of the Theriodontia. Proc. Zool. Soc. London 1921.

[5]) Gilmore, Ch. W., A mounted Skeleton of Dimetrodon. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 1919.

[6]) Williston, American Permian Vertebrates. Chicago 1911 (Clepsydrops). — Huene, Neue Beschreibung von Ctenosaurus. Centralbl. f. Min. Geol. u. Palaeont. Stuttgart 1914. (Ctenosaurus ist offenbar nahe mit Clepsydrops verwandt!) — Watson, Bases etc. Proc. Zool. Soc. London 1914.

[7]) Case-Williston, Collection of bones referred to Sphenacodon. Carneg. Instit. of Washington, Publ. 181. Washington 1913. — Williston, Osteology of some American permian Vertebrates. Part III. Contrib. to Walker Museum. Chicago 1916. — Ders., Sphenacodon Marsh a permo-carboniferous Theromorph reptile. Proceed. National Acad. of Science. Washington 1916.

sind die Neurapophysen schon recht kurz, ferner ist bei ihm auch die Treppe im Oberkiefer nur relativ schwach, ähnlich ist Stereorhachis gebaut[1]). Von Sphenacodon führt, wie von Watson auseinandergesetzt wurde, eine geschlossene Reihe zu Varanosaurus. Als Bindeglied zwischen Sphenacodon und dem zuletzt ausführlich von Williston[2]) und Broili[3]) beschriebenen Varanosaurus erwähnt Watson das Genus Diopaeus[4]).

Der Unterkieferflügel, der den Dimetrodon-Kiefer charakterisiert, tritt bei Sphenacodon noch etwas auf, bei Varanosaurus fehlt er schon ganz. Mit Diopaeus ist wohl Gervais' Geosaurus[5]), für den ich den neuen Namen Neosaurus vorschlage, und Huenes Oxyodon[6]) verwandt. Zieht man bei Dimetrodon eine gerade Linie rechtwinklig auf die Längsachse des Caninzahnes und verlängert man diese gegen rückwärts, dann liegt bei diesem Schädel, sowie bei Mormosaurus und den verwandten Formen, die Artikulationsfläche des Quadratums tief unter dieser Linie, bei Varanosaurus trifft jedoch eine so konstruierte Linie, sowie bei Rhophalodon, die Artikulationsfläche selbst.

Im Becken läßt sich Varanosaurus und Dimetrodon dadurch unterscheiden, daß dem Ilium von Dimetrodon eine starke dorsale cranio-caudiale Verbreiterung zukommt (namentlich der postacetabulare Teil ist verlängert), wogegen bei Varanosaurus ein verbreiterter praeacetabularer Teil ganz fehlt. Sphenacodon und Clepsydrops halten, was die Iliumverbreitung betrifft, ungefähr zwischen beiden Extremen. In der Mittellinie des Körpers findet sich an dem Berührungspunkt der beiden Ischia und der beiden Pubes bei Varanosaurus eine Lücke. Bauchrippen sind, im Gegensatze zu Dimetrodon, bei Varanosaurus vorhanden und so zeigt sich in vielem, daß Varanosaurus an dem Anfang einer Reihe steht, die zu Dimetrodon hinführt. Infolge der vielen und großen Differenzen

---

[1]) Thevenin, Les plus anciens Quadrupèdes de la France. Annales de Paléontologie. Paris 1910.

[2]) Williston, American Permian Vertebrata. Chicago 1911.

[3]) Broili, Über den Schädelbau von Varanosaurus. Centralbl. f. Min. Geol. u. Palaeont. Stuttgart 1914. — Watson, Notes on Varanosaurus acutirostris. Ann. Mag. Nat. Hist. London 1914.

[4]) Watson, Bases etc. Proc. Zool. Soc. London 1921.

[5]) Thevenin, Les plus anciens Quadrupèdes de la France. Annales de Paléontologie. Paris 1910.

[6]) Huene, Neue und bekannte Pelycosaurierreste aus Europa. Centralbl. f. Min. Geol. u. Palaeont. Stuttgart 1908.

sind diese beiden Typen recht verschieden, aber so wie sich um Dimetrodon alle jene bis zu Sphenacodon reichenden Formen leicht gruppieren, die etwas verlängerte Wirbel und eine gesenkte Artikulationsfläche des Quadratums haben, so gruppieren sich um Varanosaurus wieder eine ganze Anzahl ihm ähnlich gebauter Formen. Die sich um Varanosaurus gruppierenden Formen, nämlich Varanops, Mycterosaurus und Glaucosaurus zeichnen sich durch konstante Verkürzung des Schädels und Größenzunahme der Orbita aus und die schon bei Varanosaurus äußerst geringe Entwicklung des Canins fehlt bei diesen Formen völlig. Der untere Jochbogen ist bei einigen dieser Formen (Mycterosaurus[1]), Glaucosaurus[2])) sowie bei Sphenacodon komplett, bei Varanops und Varanosaurus selbst ist er aber möglicherweise reduziert (?). In letzterem Falle würden diese zwei Formen aus der Reihe, die von Glaucosaurus zu Dimetrodon hinführt, in einem wichtigen Punkte herausfallen. Eine varanosaurusartige Form, die aber einen kompletten Jochbogen zeigt, ist die zuletzt von Watson[3]) und Williston[4]) beschriebene kleine Form Theropleura. Das Becken ist bei Theropleura ähnlich gebaut wie bei Varanops, es hat aber das bei Varanops an seiner Basis noch immer etwas geschwollene Ilium hier ganz stabförmige Gestalt. Die Bauchrippen sind bei Theropleura noch stärker entwickelt als bei Varanops. Im Verhältnisse zu Dimetrodon sind die Extremitäten dieser Formen relativ schlank (Tab. IV, Fig. 6). Archaeobelus, Poliosaurus, Tomicosaurus, „Naosaurus" uralensis[5]) stehen offenbar Glaucosaurus und Theropleura nahe. Andere bloß fragmentär bekannte Reste (Arribasaurus[6]), Metamosaurus, Scoliomus[7]), Pleuristion[8]), Elcabrosaurus) scheinen mit diesen Formen auch verwandt zu sein.

---

[1]) Williston, A new Genus and Species of American Theromorpha. Journal of Geology. Chicago 1915.

[2]) Ders., New Genera of Permian Reptiles. Amer. Journal of Science 1915.

[3]) Watson, Reconstructions of the Skulls of three Pelycosauri. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New York 1916.

[4]) Williston. Osteology of American Permian Vertebrates. Contrib. to Walker Mus. Vol. II. Chicago 1916.

[5]) Riabinin, Note sur un Pélycosaurien des dépôts permocarbonifères de l'Oural. Bull. Commis. Geolog. Petrograd 1915.

[6]) Williston, Osteology of some American Permian Vertebrates. Journal of Geology. Chicago 1914.

[7]) Williston, New Permian Reptiles. Journal of Geology. Chicago 1910.

[8]) Williston-Case, Permocarboniferous Vertebrates from New Mexico. Carneg. Instit. of Washington. Publ. 181. Washington 1913.

Durch hohen, komprimierten Schädel, recht homodontes Gebiß, ganz gleich gebautes Becken, fast gleichen, sich nur durch die breitere Scapula unterscheidenden Schultergürtel und gleiche Extremitäten, schließt sich an Theropleura eine Form an, die sich in der Postorbitalregion von ihr unterscheidet. Dies ist Ophiacodon. Unser Wissen über Ophiacodon[1]) verdanken wir ausschließlich den Arbeiten von Case und Williston. Der wesentlichste Punkt, durch den sich Ophiacodon von Theropleura unterscheidet, ist die Tiefe der unter der Orbita liegenden Region und die Kleinheit der Aperturen, welche diese Region durchbrechen. — Während sich bei Theropleura nur ein einziger, recht großer Temporaldurchbruch findet, finden sich bei Ophiacadon zwei, die durch einen schmalen Knochenspan getrennt sind. Infolge dieses Zuges, dann der großen Höhe der Maxilla, steht Ophiacodon von der ganzen Reihe Glaucosaurus-Dimetrodon recht weit ab, da sich aber im übrigen Skelette recht große Ähnlichkeiten zeigen, ist die Trennung doch nicht allzu groß. Die Elemente des Atlasringes sind bei Ophiacodon wie bei Dimetrodon vom Epistropheus noch durch das Odontoid getrennt.

So fügen sich an Dimetrodon vorläufig zwei Typen an, als deren Repräsentanten Varanops und Ophiacodon aufzufassen sind.

Dimetrodon und seine Verwandten finden sich in Amerika alle zusammen in permischen rotgefärbten Schichten, die auf starke Niederschläge und heißes Klima weisen. In Europa tritt eine Form (Ctenosaurus) noch im Buntsandstein auf.

Der Rückenkamm dieser Formen muß, da er, wenn auch in kleinem Maßstabe, sein Analogon bei den Molchen, dann bei Aminasaurus unter den Cotylosauriern, ferner unter den Theropoden und endlich unter den Lacertiliern findet, als hypertrophisch gewordene Zier (sexuales Merkmal) gelten. Da so eine Hypertrophie die Bewegungen des Tieres hemmte, mußte es immer mehr vom Verfolgen seiner Beute absehen, und die stete Verkürzung des Kiefers weist tatsächlich darauf hin, daß Dimetrodon im Gegensatze zu Varanosaurus seine Beute eher katzenartig überfiel.

Williston hält auch Palaeohatteria[2]) für mit den Pelycosauriern verwandt, und in der Tat ist eine gewisse Ähnlichkeit,

[1]) Case, American Permian Vertebrates. Chicago 1911. — Case-Williston, Permocarboniferous Vertebrates of New Mexico. Carneg. Instit. of Washington. Publ. 181. Washington 1913.

[2]) Williston, Osteology of some Amer. Perm. Vertebrates. Journal of Geology. Chicago 1914.

namentlich im Ilium, bemerkbar, wie es Williston abbildet, dann verleiht auch die Anwesenheit einer einzigen, und zwar der unteren Schläfenöffnung dem Schädel pelycosaurierartigen Habitus, ferner erinnert das breite Basioccipitale an Casea, aber der Humerus zeigt nur ein Foramen und ist wenig verbreitert, dann sind die Wirbel nur schwach entwickelt und alle Gelenkenden der Extremitäten nur schlecht verknöchert, und deshalb treten doch trotz der von Williston betonten Züge starke Differenzen zutage. Palaeohatteria kann sich daher infolge dieser Differenzen zu den übrigen Pelycosauriern höchstens so verhalten wie Limnoscelis zu den übrigen Cotylosauriern. Mit Palaeohatteria ist offenbar Haptodus verwandt [1]).

Eine Gruppe, die im System hin und her-geschoben wurde, die ich aber in die Nähe von Varanops stellen möchte, sind die marinen mitteltriadischen Thalattosauria Merriams [2]). — Die Verbreiterung von Radius und Ulna bei diesen Tieren weist klar darauf hin, daß bei ihnen eine starke marine Anpassung vorliegt, und wenn wir daher nun die übrigen Teile des Skelettes dieser Tiere mit dem anderer Tiere vergleichen, so müssen wir vor allem stets dies vor Augen halten.

Die Lage der Nares der Thalattosaurier ist entschieden hypermaxillar, sie liegt nämlich über und nicht vor dem Maxillare, wenn wir nun aber in Betracht ziehen, daß sie bei den meisten Lepidosauriern und Pseudosuchiern prämaxillar liegt (das heißt vor dem Maxillare), bei den Pythonomorphen aber und den Parasuchiern entschieden hypermaxillar auftritt, und wenn wir so erkennen, daß die Nasenöffnung bei Formen, die relativ nahe verwandt sind, am Schädel erheblich wandert, dann darf auch diesem Zug bei der Beurteilung der Thalattosuchier kein zu großes Gewicht beigelegt werden. — Ein weiterer interessanter Zug der Thalattosaurier ist die Lage und das Verhältnis des Quadratums. Wie Merriams Abbildungen zeigen, ist dies ein ziemlich lockeres Element, das oben vom Squamosum bedeckt wird. Nach Merriam wäre eine untere vom Jugale zum Quadratum ziehende Knochenspange vor-

---

[1]) Thevenin, Les plus anciens Quadrupèdes de la France. Annales de Paléontologie. Paris 1910.

[2]) Merriam, J. C., The Thalattosauria. Mem. Californ. Acad. of Science. Berkeley 1905. — Huene, Über einen echten Rhynchocephalen aus der Trias von Elgin. Neues Jahrb. f. Min. Geol. u. Palaeont. Stuttgart 1910. — Abel, Stämme der Wirbeltiere. Berlin 1919.

handen gewesen, Huene glaubt die Existenz einer solchen leugnen zu müssen, ferner glaubt Huene zwischen Parietale und Quadratum ein nach vorn ziehendes Supratemporale und ein Squamosum unterscheiden zu können. Letzteres entsendet rückwärts längs des Quadratums einen absteigenden Ast. Ich glaube, daß der innere in der Tat einem Squamosum entspricht, der äußere aber den spärlichen Rest eines emporgewanderten Quadratojugale darstellt. Auf jeden Fall ist zwischen dem Quadratum, dem Postfrontale und den beiden besprochenen Knochen gar keine Öffnung vorhanden und die einzige Schläfenöffnung, welche die Thalattosaurier eventuell besaßen, muß daher jener von Varanosaurus entsprochen haben. Auf diese Weise sind die Thalattosaurier durch den Mangel einer oberen Schläfenöffnung von den Lacertiliern entschieden getrennt, und die Tatsache, daß das Quadratum einen gewissen Beweglichkeitsgrad erreicht, kann an und für sich nicht genügen, sie zu den Squamaten zu stellen. Die Lage und Größe der Orbita, dann der oben flache Schädel mit seinem rückwärts einspringenden Umriß und endlich die Form des Kiefers finden sich alle bei Varanosaurus wieder, und der Scleroticalring ist systematisch belanglos, denn er ist bloß ein Resultat der aquatischen Spezialisation.

Die schwach bikonkaven Wirbel von Thalattosaurus zeigen keinen Zug, der gegen die Ableitung von den Wirbeln primitiver Varanosaurier spräche, ja die Wirbel des zu den Thalattosauriern gehörenden primitiven Nectosaurus zeigen, daß sie von Formen stammen, denen eine zweiköpfige Rippenartikulation zukam. Der Schultergürtel ist offenbar reduziert, der Bau der Beckenelemente ist unklar.

Während Nectosaurus noch gestreckte Extremitäten und einen durchbohrten Humerus auftritt, sind die Extremitäten von Thalattosaurus verkürzt. — Aus der Bezahnung geht klar hervor, daß Thalattosaurus eine spezialisiertere Form als Nectosaurus ist, denn bei ihr sind die rückwärtigen Zähne schon rund und stumpf, wogegen sie bei Nectosaurus noch spitz sind. Aber diese leichte Differenz in der Bezahnung hat systematisch deshalb wenig Wert, denn Studien an rezenten Varaniden zeigen, daß sie zuweilen kaum den Wert eines Speziescharakters hat (vergl. Varanus niloticus juven. und adult[1]).

---

[1]) Schmidt, Herpetology of the Belgian Congo. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New York 1919.

12. **Edaphosaurus** (Tab. II, Fig. 3)

Im äußeren Körperbau steht namentlich infolge der starken Entwicklung der Neurapophysen zu Dornen, Edaphosaurus[1]) dem im vorigen Absatz beschriebenen Dimetrodon nahe; der Schultergürtel und die Extremität sind im allgemeinen plumper, weisen aber doch auf gleiche Muskulatur, bloß der Schädel ist von jenem von Dimetrodon recht verschieden. Während bei Dimetrodon das Lacrymale nicht bis an die Nasenöffnung heranreicht, begrenzt es dieselbe bei Edaphosaurus rückwärts. Unter den mit Dimetrodon verwandten Formen tritt zwar ein langes Lacrymale noch bei Varanosaurus auf, aber schon bei Diopaeus, wo es noch immer lang ist, erreicht es die Nasenöffnung nicht mehr und bei allen spezialisierten Formen ist es noch stärker verkürzt. Wahrscheinlich haben das besprochene Ophiacodon und die zu besprechende Casea möglicher Weise ein gleiches Lacrymale besessen wie Edaphosaurus, läßt man aber diese weiteren hypothetischen Fälle außer Betracht, so muß man, wie Gregory zeigt, um solche Verhältnisse wie in der Lacrymalregion von Edaphosaurus zu finden, bis auf die Cotylosaurier und die Ichthyosaurier zurückgreifen. — Hier sind diese Verhältnisse allerdings das Normale und bloß das spezialisierte Procolophon weicht bei den Cotylosauriern von diesem Bauplane ab. — Schon dieser Zug läßt eine Abstammung von Edaphosaurus von allen spezialisierten Dimetrodontiern als ausgeschlossen erscheinen und schon wegen dieses einen Zuges müssen nun alle übrigen Analogien im Baue von Dimetrodon und Edaphosaurus als Konvergenzerscheinungen betrachtet werden. —

Drei weitere Züge im Baue scheinen dieses Urteil zu unterstützen. Obzwar der Gaumen von Edaphosaurus prinzipiell den gleichen Bau zeigt wie der Gaumen von Dimetrodon, ist seine Bezahnung grundverschieden, denn an der Stelle der spärlichen Zähne auf den Pterygoiden und Palatinen tritt in Korrelation mit den nicht als Reißzähne ausgebildeten Zähnen des Maxillare und Prae-

---

[1]) Case-Williston-Mehl, Permocarboniferous Vertebrates from New Mexico. Carneg. Inst. of Washington. Publ 181. Washington 1913. — Huene, Skull Elements of Permian Tetrapods. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New York 1913. — Broom, Comparison of Permian Reptiles of North America with those of S. Africa. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New York 1910. — Watson, Reconstructions of Skulls of three Pelycosaurus in the American Museum of Nat. Hist. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New York 1916. — Williston, Osteology of American Permian Vertebrates. Part III. Contrib. to Walker Museum. Vol. II. Chicago 1916.

maxillare ein ausgedehntes Zahnpflaster auf. Der Unterkiefer von Edaphosaurus ist von jenem von Dimetrodon gleichfalls total verschieden, denn hier ist im rückwärtigen Teile eine ein Pflastergebiß tragende große Platte vorhanden. Es scheint, als ob diese Platte nicht von dem normaler Weise die Zähne tragenden Dentale sondern anderen Elementen gebildet wäre. Auch das Ilium von Edaphosaurus läßt sich schwer aus dem Ilium von Dimetrodon ableiten, denn in der Reihe Theropleura-Dimetrodon war eine Zunahme der kraniocaudalen Verbreiterung des Ilium bemerkbar, diese fehlt aber dem Edaphosaurus-Ilium gleichfalls.

Als ein primitiver Edaphosauride hat, wie mir scheint, die von Williston[1]) beschriebene Casea zu gelten. Die Wirbel von Casea verhalten sich zu jenen von Edaphosaurus etwa so, wie die Wirbel von Varanosaurus zu jenen von Dimetrodon, nur umschließen die Rippen bei den erstgenannten Formen einen größeren Leibesraum als bei der zweiten, ferner läßt sich aber außer dem breiten Schädeldach namentlich der Gaumen von Edaphosaurus gut aus dem von Casea erklären. Um sich hiervon zu überzeugen, braucht man bloß die von Williston in 1914 gegebene Abbildung von Casea mit Watsons Rekonstruktion des Edaphosaurus-Gaumens zu vergleichen. Noch ein weiterer wichtiger Punkt, der beide Formen verbindet, ist Willistons Entdeckung, daß das Coronoid von Casea ein kleines Zahnpflaster trägt das genau so neben den letzten Zähnen des Dentale liegt wie das größere Zahnpflaster von Edaphosaurus. Da Casea und Edaphosaurus je ein sehr starkes Basioccipitale und Basisphenoid haben, diese Elemente hingegen bei Varanosaurus und Dimetrodon verhältnismäßig schwach sind, so spricht auch dies wieder für einen diphyletischen Ursprung der mit so langen Rückenstacheln bewehrten und oft als spezialisierte Pelycosaurier zusammengefaßten Formen. Auch der rückwärtige Umriß des Schädels, der bei Casea und Edaphosaurus verhältnismäßig schwach konkav ist, wogegen er bei Varanosaurus und Dimetrodon in der Medianlinie stark gegen vorne einspringt, weist auf parallele Phyla.

Da die Stacheln der Dimetrodontiden immer, wie es scheint, glatt sind, jene von Edaphosaurus aber Querdornen tragen[2]), weist

---

[1]) Williston, American Permian Vertebrates. Chicago 1911. — Ders., Osteology of some American Permian Vertebrates. Journal of Geology. Chicago 1914.

[2]) Fritsch, Neue Wirbelthiere aus der Permformation Böhmens. Sitzber. kgl. Böhm. Gesellsch. d. Wissensch. Prag 1895.

auch dies auf ihren möglicherweise bloß analogen Ursprung. In der Gruppe der Pelycosaurier haben wir auf diese Art erstens Ophiacodontia, zweitens Dimetrodontia, drittens Thalattosauria, viertens Edaphosauria zu unterscheiden und bei den Dimetrodonten kann man wieder Poliosauriden und Clepsydropiden trennen, wogegen unter den Edaphosauriern die Familien Caseidae und Edaphosauridae zu unterscheiden wären. —

13. **Placodus** (Taf. II, Fig. I)

Obzwar die Schädel von placodusartigen Tieren schon seit den sechziger Jahren bekannt sind, und von Meyer und Owen beschrieben wurden, so wurde über die übrigen Teile des Skelettes doch erst in den letzten Jahren einiges bekannt. Neuere sorgfältige Beschreibungen der Schädel der in diese Gruppe gehörenden Tiere verdankt man Jaekel[1]), Huene[2]), vor allem aber Broili[3]). Skelettelemente wurden von Huene[4]) und Jaekel[5]) beschrieben. Die Konstatierung der Tatsache, daß die von Huene als Anomosaurus beschriebenen Wirbel zu Placodus gehören, gelang Drevermann[6]). Als mit Placodus mehr oder näher verwandt haben drei Genera zu gelten, nämlich Cyamodus, Placochelys und Saurophargis[7]).

Placodus zeichnet sich vor allem durch eine starke Verknöcherung der die Hirnhöhle umgebenden Knochen aus, wobei die Disposition der Knochen, wie Broili angibt, stark an die Nothosaurier erinnert, dann fällt auf der Außenseite des Schädels die vielleicht nur scheinbare enorme Breite des Squamosums auf, das einen großen Teil des Quadratums bedeckt (vielleicht ist das Qua-

---

[1]) Jaekel, Über Placochelys und ihre Bedeutung für die Stammesgeschichte. Resultate d. wissensch. Erforschung des Balatonsees. Budapest 1902 (Placochelys). Ders., Die Wirbeltiere. Berlin 1912 (Cyamodus).

[2]) Huene, Übersicht über die Reptilien der Trias. Geol. und Palaeont. Abhandl. Stuttgart 1902.

[3]) Broili, Zur Osteologie des Schädels von Placodus. Palaeontographica. Stuttgart 1912.

[4]) Huene, Pelycosaurierreste im Deutschen Muschelkalk. Neues Jahrb. f. Min. Geol. u. Palaeont. Beilageband XX. Stuttgart 1905.

[5]) Jaekel, Placochelys etc. Loc. cit. Budapest 1902.

[6]) Drevermann, Über Placodus. Centralblatt f. Min. Geol. u. Palaeont. Stuttgart 1915.

[7]) Ders., Über Placodus. Loc. cit. 1915 (beruft sich auf Volz, Lethaea geognost. Vol. II, pag. 17).

dratojugale mit ihm verschmolzen) ferner ist der Mangel eines gesonderten Lacrymale zu betonen. An der Gaumenfläche ist die große Entwicklung eines hinter den Choanen liegenden, auf die Palatina beschränkten Pflastergebisses bemerkenswert. Im übrigen ist aber der Gaumen ähnlich gebaut wie bei Nothosaurus, nur geht der Verschluß aller Öffnungen noch weiter. In der Oberansicht des Schädels ist die Verdrängung der bezahnten Praemaxillaria von der Nasenöffnung und das Vorhandensein einer einzigen und zwar oberen Schläfenöffnung zu erwähnen. Eine Abdrängung der Nasenöffnung von den Praemaxillaren durch einen aufsteigenden Ast des Maxillare kommt bei den Reptilien außer bei Placodus nur bei den Plesiosauriern und Chamaeleon vor. Da weder die hoch spezialisierten Plesiosaurier noch die Chamaeleontier von den spezialisierten Placodontiern stammen können, ist dieser Parallelismus, soferne wir auch andere Beziehungen zwischen den Gruppen finden können, die auf Verwandtschaft der beiden Gruppen weisen, deshalb von großer Bedeutung, denn dann liegt vielleicht latente Homoeoplasie vor. Die rückwärtige Ansicht des Schädels ist infolge zweier von den Parietalia zu den Exoccipitalia herabsteigender Flügel bemerkenswert, welche die posttemporale Öffnung schließen.

Die Anomosaurus-Wirbel zeigen eine ziemlich hohe oben klobige Neurapophyse, weit vorstehende Diapophysen, und bloß auf Hals und Brustregion beschränkte Parapophysen. Einigermaßen kann man diese Wirbel mit jenen von Nothosauriern vergleichen und schließlich zeigen auch die Wirbelbögen von Cryptocleidus einen etwas ähnlichen Bau. Über das Becken von Placodus teilte mir Prof. Drevermann, der ein solches schon seit vielen Jahren bearbeitet, auf eine Anfrage in uneigennützigster Weise mit, daß sich in der Symphysenregion zwar eine mediane Öffnung findet, der Knochen aber in der Mitte der Pubis und Ischium verbindenden Nath äußerst dünn sei und eine Fissur existiere. Die Pubis zeigt in der Nähe des Acetabulums eine Incisur wie bei primitiven Nothosauriden.

Eine Form, die man meist in die Nähe von Placodus stellt, ist die prächtig erhaltene Placochelys. Placochelys unterscheidet sich von Placodus dadurch, daß der Zwischenkiefer zwar unbezahnt ist, aber an die äußere Nasenöffnung heranreicht, daß das Frontale nicht wie bei Placodus von der Augenhöhle durch Prae- und Postfrontale abgedrängt ist, sondern an sie herantritt, daß der Schläfenbogen zwar relativ schmal ist, jedoch ein deutliches

Quadratojugale aufweist, die Posttemporalöffnungen nicht durch die Flügel des Parietale geschlossen werden und die Basis cranii flacher ist als bei Placodus. Alle diese Züge müssen bei Placochelys als primitiv betrachtet werden, als Spezialisationserscheinungen müssen jedoch die sich auch am Schädel dokumentierende Bepanzerung und der Zahnmangel im Zwischenkiefer gelten. Da sich Cyamodus in den meisten Punkten an Placochelys anschließt, jedoch noch ein bezahntes Praemaxillar und relativ kurze Palatina hat, zwischen denen sich die Pterygoidea und die Vomeres nähern, am Squamosum aber doch Rauhigkeiten hat (Cyamodus laticeps Owen), die gleichfalls auf einen Panzer weisen, so muß man Placochelys wohl für einen Nachkommen von Cyamodus halten. Die Lacrymalia treten auch bei Placochelys noch in die Nares.

Bei Placochelys besteht der von Jaekel[1]) und Kormos[2]) beschriebene Panzer aus einem geschlossenen Pflaster kleiner, kegelförmiger Stücke, zwischen denen sich höhere und größere Kegel erheben. Die kleinen Kegel ordnen sich um die großen oft rosettenförmig an. Einen ähnlichen Panzer, wie ihn Jaekel von Placochelys beschreibt, kennt man auch aus der germanischen Trias, von wo ihn Fraas als Psephosaurus[3]) beschrieb. Im Gegensatze zu dem aus gleichartigen Platten gebildeten Panzer von Psephoderma zeigt Psephosaurus viele kleine unregelmäßige flache Platten, zwischen denen stumpfe Kegel stehen, auch Rosetten-Anordnung tritt auf, und da nun so ein Panzer recht gut die Vorstufe der Placochelys bildet, so glaube ich, daß er selbst zu Cyamodus gehört.

Die Wirbel von Placochelys weichen in ihrem Bau von den Placoduswirbeln stark ab, gemeinsam scheint ihnen nur die starke Chordavertiefung zu sein. Der Humerus von Placochelys zeigt starke aquatische Spezialisation, er ist aber mit dem Humerus von Nothosaurus, ja sogar mit Simoedosaurus vergleichbar, nur ist das Foramen ectepicondyloideum nur eine Rinne und die Ähnlichkeit dieses Knochens mit jenem von Champtosaurus weist auf gleiche Funktion. Auch das Femur von Placochelys ist mit jenem von Nothosaurus Raabi vergleichbar und aus allen diesen Vergleichen geht schließlich klar hervor, daß erstens Placochelys und Placodus

---

[1]) Jaekel, Placochelys und ihre Bedeutung. Loc. cit. Budapest 1902.

[2]) Kormos, Interessante neue Funde im Museum der kgl. ungar. Geolog. Reichanstalt; Földtani Közlöny. Budapest 1917.

[3]) Fraas, E., Die Schwäbischen Trias-Saurier. Stuttgart 1896.

verschiedene Spezialisationsrichtungen einer noch unbekannten Form repräsentieren und daß zweitens diese Form, wenn auch in entfernter Weise, an die Nothosaurier gemahnte. Infolge des Vorkommens in marinen Ablagerungen des germanischen Muschelkalkes und ihrer ausgesprochenen Pflasterzähne läßt sich diese Tiergruppe als marin und muschelfressend erkennen.

14. **Trinacromerum** (Taf. II, Fig. 5)

Diese Form kann als der Vertreter einer marinen, großen, zahlreichen Gruppe gelten, die man als Plesiosaurier zusammenfassen kann. Was beim kretazischen Trinacromerum[1]) vor allem auffällt, ist die lange schlanke, eine lange Unterkiefersymphyse nach sich ziehende Schnauze, die vorwiegend aus dem Maxillare besteht. Weitere Eigentümlichkeiten sind die Größe der Orbita mit dem Sklerotikalring und der einfache, aus Postfrontale, Jugale, Squamosum und wohl auch Quadratojugale gebildete Jochbogen, der erkennen läßt, daß bei Trinacromerum nur eine und zwar die obere Temporalgrube auftritt. Sehr auffallend ist, daß die kleine äußere Nasenöffnung, so wie bei Placodus, nur vom Praefrontale (resp. vom Praefrontale plus Lacrymale), Nasale und Maxillare begrenzt wird; der Gaumen zeigt einen medianen Spalt, dann zwei Längsöffnungen beiderseits des Basisphenoids und zwischen diesen und den Pterygoiden endlich, ungefähr dort, wo sich Vomeres, Pterygoidea und Palatina treffen, innere Choanen. Der Hals dieses Tieres besteht aus 19 Wirbeln, die, wie alle anderen, einköpfige Rippen tragen. Die Elemente des Atlasringes treten bei einigen Formen basal an den Epistropheus heran und drängen den Odontoidfortsatz gegen oben. Bei anderen (Peloneustes) fehlt dies.

Interessant ist, daß an der Basis der Wirbelkörper vieler Plesiosaurier zwei Foramina auftreten, die den gleichen, an den Schwanzwirbeln der Cetaceen auftretenden Foramina entsprechen. Ihr Analogon haben diese Foramina in den beiden Foramina, die bei Placochelys vom Neuralkanal aus in die Centra der Wirbel dringen und sich in einer ähnlichen Entwicklung auch im „embolomeren“ Embryonalstadium von Hatteria nachweisen lassen[2]). Im Schultergürtel der Plesiosaurier tritt die flächenhafte Entwick-

---

[1]) Williston, North American Plesiosaurus. Field Columbian Museum. Publ. 73. Chicago 1903 (unter dem Namen Dolichorhynchops). — Ders., North American Plesiosaurs. Journal of Geology. Chicago 1908.

[2]) Schauinsland, Weitere Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Hatteria. Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. 56. Jena 1901. (p. 763—766.)

lung aller Elemente hervor. Die Scapulae entsenden ventral, ähnlich wie bei den Schildkröten, je einen gewaltigen Acromionfortsatz gegen die Mittellinie des Körpers, die nahe aneinander herantreten, sich jedoch nicht berühren. Im Becken fällt das dünne, stabförmige, Ilium auf, das offenbar reduziert ist, Ischium und Pubis sind Platten, die in der Mitte ein Foramen offen lassen, die undurchbohrte Natur der Pubis sowie die Art und Weise, wie sich die Ischia und die Pubis in der Mittellinie des Körpers einander nähern, zeigt aber in klarer Weise, daß diese Tiere mit solchen verwandt sind, die eine persistierende mediane Symphysenverknöcherung hatten (vergl. Tab. V, Fig. 7, Becken von Microcleidus). Die Extremitäten sind lange Ruder, deren Zehen Hyperphalangie zeigen. Am ehesten lassen sich diese Ruder noch mit den Extremitäten der extrem-latipinnaten Ichthyosaurier vergleichen. Außer andern langschnauzigen Formen (Brachyauchenias[1]), Peloneustes[2])) findet man auch solche, bei denen die Schnauzenverlängerung geringer ist (Polyptychodon[3]), Pliosaurus[4]), Thaumatosaurus[5])) und endlich solche, die eine ganz kurze Schnauze und dementsprechend auch eine ganz kurze Symphyse haben (Simolestes[6]), Elasmosaurus[7]), Plesiosaurus[8]), Microcleidus[9]), Brancasaurus[10]), Muraenosaurus[11])). Das Intermaxillare tritt bei den kurzschnauzigen Formen

---

[1]) Williston, Skull of Brachiauchenias. Proc. U. S. National Museum. Washington 1907. (Abels Angabe, daß Brachiauchenias eine sehr kurze Symphyse gehabt hätte — Stämme der Wirbeltiere, Berlin 1919, p. 502 — ist unrichtig.)

[2]) Andrews, Catalogue of Marine Reptiles of the Oxford Clay. Part. II. London 1913. — Linder, Beiträge zur Kenntnis der Plesiosaurier-Gattungen Peloneustes und Pliosaurus. Geolog. und Palaeontolog. Abhandl. Jena 1913.

[3]) Lennier, Études Paléontologiques. Description des Fossiles du Cap de la Hève. Havre 1888.

[4]) Andrews, Catalogue. Loc. cit. London 1913. — Linder, Beiträge usw. Loc. cit. Jena 1913.

[5]) Fraas, E., Plesiosaurier aus dem oberen Lias von Holzmaden. Palaeontographica. Stuttgart 1910. — Brandes, Plesiosauriden aus dem unteren Lias von Halberstadt. Palaeontographica. Stuttgart 1913.

[6]) Andrews, Catalogue. Loc. cit. London 1913.

[7]) Williston, North American Plesiosanrs. Field Columbian Museum. Chicago 1903 (noch als Cimoliasaurus). — Ders., North American Plesiosaurs. Amer. Journal of Science. 1906.

[8]) Fraas, Plesiosaurier. Loc. cit. Stuttgart 1910.

[9]) Watson, The upper liassic Reptilia. Manchester Memoirs. 1911.

[10]) Wegner, Brancasaurus Brancai. Branca-Festschrift. Berlin 1914.

[11]) Andrews, Catalogue of Marine Reptiles of the Oxford Clay. Part I. London 1910.

meist an die Nasenöffnung heran (Ausnahme: Simolestes). Die Rippenartikulation ist bei den verschiedenen Typen bald einköpfig, bald zweiköpfig, was ein Beweis ist, daß sie durch die Schnauzenlänge nicht beeinflußt wird und nur ein Entwicklungsstadium darstellt. Die Zahl der Halswirbel ist bei den langschnauzigen Formen die geringste (bei Brachyauchenias 13, bei Trinacromerum 19, bei Pliosaurus 22), bei den Formen mit relativ kurzer Schnauze ist sie größer (Peloneustes 21, Thaumatosaurus 25—30), bei den kurzschnauzigen schwankt sie endlich zwischen 24 und 76 (Simolestes 20, Plesiosaurus rostratus 24, Tricleidus 26, Apratocleidus 29[1]), Cryptocleidus 31, Brancasaurus 37, Microcleidus 38, Muraenosaurus 45, Leurospondylus (= Ogmodirus) 60[2]), Elasmosaurus 60—76). Hierbei zeigt sich wieder, daß die Liasformen 24—38, die jurassischen aber 31—45 Halswirbel haben und endlich die genauer bekannten kretazischen kurzschnauzigen Formen 60—76 Halswirbel aufweisen. Die Rumpfwirbelzahl schwankt bei allen Formen nur zwischen 20 und 28, sie ist also relativ konstant. Ein stärkeres Wandern des Schultergürtels, wie dies Fürbringer annimmt, fehlt also bei den Plesiosauriern[3]). Die bei den langschnauzigen Formen zwischen der Wirbelzahl und Symphysenlänge bestehende Korrelation, dann die chronologisch leicht fixierbare Zunahme der Zahl der Halswirbel der kurzschnauzigen Formen zeigen beide, daß die Korrelation zwischen den beiden Spezialisationserscheinungen, nämlich der Zunahme der Wirbelzahl und dem Wachsen der Symphyse genau inverser Natur ist. Diese Inversität der Korrelation nötigt zur Überzeugung, daß innerhalb der Plesiosaurier zwei Entwicklungsrichtungen auftreten, die einerseits zu langschnauzigen, anderseits langhalsigen Formen führen, und daß relativ kurzhalsige Formen mit ca. 24—28 Halswirbeln und ca. 24—26 Rumpfwirbeln zu doppelter Rippenartikulation und ganz kurzer Symphyse der Ausgangspunkt für beide Gruppen waren. So gewinnen wir einen recht guten Anhaltspunkt zur Klassifikation der Sauropterygier.

Da sich das Acromion der Scapula bei den langhalsigen Formen anders entwickelt als bei jenen, wo der Hals kurz wird,

---

[1]) Smellie, W. R., Apratocleidus tereticeps a new Oxfordian Plesiosaur. Transact. Roy. Soc. Edinburgh. Vol. LI, Part II. Edinburgh 1917.

[2]) Williston-Moodie, Ogmodirus Martini, a new Plesiosaur from the Cretaceous of Kansas. Kansas University Scientific Bulletin. Lawrence 1917.

[3]) Fürbringer, Zur vergleichenden Anatomie des Brustschulterapparates. Jenaische Zeitschrift f. Naturw. 1900. (p. 638.)

indem nämlich bei ersteren die Acromia einiger liassischen Formen zwar noch getrennt sind (Plesiosaurus), sie sich aber bei den übrigen Formen berühren, da ferner die Abdrängung des Intermaxillare von der Nase nur bei den jüngeren langschnauzigen Formen auftritt, da sich ferner auch der Fußbau beider Gruppen dadurch unterscheidet, daß überzählige Knochen an dem rückwärtigen Rande der Extremitäten in der einen Gruppe in einem früheren Entwicklungsstadium auftreten als bei der andern, und da sich endlich auch bei langschnauzigen, daher kurzhalsigen und zu stärkeren Ruderbewegungen genötigten Formen in Korrelation mit den längeren und größeren Flossen auch die Ischia mehr gegen rückwärts erstrecken als bei den kurzschnauzigen langhalsigen Formen (Ausnahme Simolestes), so zeigt dies, daß wir tatsächlich unter den Sauropterygiern zwei Familien zu unterscheiden haben, allerdings nicht Cercidopleura und Dicranopleura, sondern Elasmosauridae und Pliosauridae. Die Stellung von Simolestes, der in jeder Hinsicht aus der Elasmosauridenreihe herausfällt, scheint vorläufig nicht ganz klar, wahrscheinlich ist er aber als ein wenig spezialisierter Nachkomme von noch sehr primitiven Pliosauriden zu betrachten. Boulengers Einteilung der Sauropterygier in Pliosaurier, Plesiosaurier und Elasmosaurier ist von der hier vorgeschlagenen dadurch verschieden, daß Boulenger auch auf die Rippenartikulation Gewicht legt, wogegen diese nach der hier vorgeschlagenen Klassifikation nur bei der Gruppierung der Unterfamilien Wert hätte. Die einköpfigen Rumpfrippen aller spezialisierteren Sauropterygier stellen eine Anpassungserscheinung dar, die sich auch bei den Walen findet und durch das Postulat weit ausdehnbarer Lungen bedingt wird. Die Halsrippen sind bei den älteren Elasmosauridae (Plesiosaurus) und den älteren Pliosauridae (Pliosaurus) noch zweiköpfig, bei den jüngeren Elasmosauriden (Elasmosaurus) und den jüngeren Pliosauriden (Trinacromerum) nur einköpfig. Anbetracht der verschiedenen Funktion des Halses beider Gruppen kann es sich nicht um eine mechanisch bedingte Konvergenzerscheinung handeln. Die Ursache werden wir später erörtern.

Da wir infolge obiger Erörterungen als Vorläufer der Sauropterygier eine semiaquatische, carnivore Form zu rekonstruieren haben, die ca. 25 Halswirbel, dann 25 Rumpfwirbel, einen ziemlich geschlossenen Gaumen, schwachen Schwanz und lange persistierende mediane Beckensymphyse hatte, so fragt es sich, ob wir irgend

eine Gruppe von Reptilien kennen, auf welche diese Definition halbwegs paßt. Daß in den Nothosauriern so eine Gruppe vorliegt, wurde schon vor langer Zeit erkannt. Die Nothosaurier sind so wie die Placodontier an die germanische Trias gebunden. Bei den primitiven Nothosauriern lassen sich 16—21 Halswirbel und 20—25 Rumpfwirbel erkennen (Lariosaurus[1]) 21 Halswirbel, 20 Rumpfwirbel; Neusticosaurus[2]) 21 Halswirbel, 23—25 Rumpfwirbel; Macromerosaurus 21 Halswirbel, 21 Rumpfwirbel[3]); Pachypleura[4]) 16 Halswirbel). Leider ist der Schädel der meisten kleinen Formen bisher schlecht bekannt. Keiner der bisher bekannten größeren Nothosauriden (Nothosaurus[5]), Simosaurus[6]), Pistosaurus[7]), ja nicht einmal Lariosaurus) kann trotz analoger Entwicklung des Praemaxillare als Vorfahre der Plesiosaurier gelten, denn der Gaumen ist bei diesen stärker geschlossen als bei den Plesiosauriern[8]). Nur Pistosaurus scheint unter den größeren Formen etwas primitivere Verhältnisse bewahrt zu haben. Anbetracht der Iliumreduktion dürfte bei allenNothosauriern auch die größere Zahl der Sacralwirbel als die primitivere gelten.

Ein Überblick über diese Formen wird übrigens erst möglich werden, wenn Prof. Arthabers Monographie „Die Nothosaurier" erscheint, in der er, wie er so liebenswürdig war mich aufmerksam zu machen, für Deckes Lariosaurusexemplar den neuen Genusnamen Phygosaurus (Arth.) vorschlägt.

Sehr wichtig scheint für die richtige Beurteilung der Verdrängung des Praemaxillare von der Nasenöffnung das zu sein, daß gerade Placodus, bei dem etwas Ähnliches konstatiert wurde, in einigen Zügen an die Nothosaurier erinnert, so im Baue des Gaumens, der Hirnhöhle, der Wirbel und der Extremitäten. Darauf, daß sich bei den Sauropterygiern die nasalen Fortsätze des Prae-

---

[1]) Boulenger, On a Nothosaurian Reptile referable to Lariosaurus. Transact. Zool. Soc. London 1896.

[2]) Fraas, E., Die schwäbischen Trias-Saurier. Stuttgart 1896.

[3]) Curioni, Sopra un Nuovo Saurio fossile dei Monti di Perledo. Reale Istituto lombardo. Milano 1847.

[4]) Cornaglia, Giornale I. R. Istituto lombardo. Milano 1854.

[5]) Schröder, H., Wirbeltiere der Rüdersdorfer Trias. Abhandl. preuß. geol. Landesanstalt. Berlin 1914.

[6]) Huene, F., Neue Beobachtnngen an Simosaurns. Acta Zoologica 1921.

[7]) Es muß auf Meyers Beschreibnng (Fauna der Vorwelt) zurückgegriffen werden.

[8]) Edinger, T., Über Nothosaurus. Teil I und II. Senckenbergiana. Frankfurt 1921.

maxillare gegen rückwärts schieben, wies Huene[1]). Da Placodus schon infolge seiner andern Lebensweise von den Nothosauriern viel weiter absteht als diese von den Plesiosauriern, so kann man die Placodontier nicht einfach als eine jeder dieser beiden Gruppen gleichwertige Einheit auffassen, man muß ihnen vielmehr einen solchen systematischen Wert geben, der allen Anforderungen gerecht wird. Placodus verhält sich zu den Nothosauriern etwa so wie Edaphosaurus zu den Clepsydropiden. Es zerfallen demnach die bloß auf Nothosaurier und Plesiosaurier beschränkten Sauropterygier in zwei Unterordnungen und die Plesiosaurier dann wieder in zwei Familien. Bei den Nothosauriern ist vorläufig eine weitere Gliederung in Familien noch nicht möglich. Allen diesen stehen die Placodontier gleichwertig gegenüber.

An die Nothosaurier schließt Broili[2]), und wie mir scheint mit Recht, noch ein weiteres Reptil, Trachelosaurus, an, das in manchem an diese erinnert. Von Trachelosaurus sind zwar nur Wirbel, Rippen und Ilium bekannt, doch sind die Reste typisch. Die Halswirbel sind lang, ihre Zahl war ungewöhnlich groß (20), Rumpfwirbel gab es kaum viel mehr als 20, die Rippenartikulation ist dieselbe wie bei Nothosaurus, die Halsrippen sind beilförmig, also wie bei Proterosaurus, Crocodiliern und Sauropterygiern, das Femur gerade und ziemlich gedrungen, aber weder distal noch proximal stärker verbreitert oder stärker entwickelt, das Ilium ist endlich genau so wie bei den primitiven Pelycosauriern gebaut. Im allgemeinen erinnert Trachelosaurus auf diese Weise einerseits an eine Gruppe von Tieren, deren Endglieder nur eine untere Schläfenöffnung haben, bei denen aber zuweilen (Ophiacodon) auch eine obere vorkommt, anderseits erinnert er aber wieder an eine Gruppe von Tieren, bei denen sich nur eine obere Schläfenöffnung findet (Nothosaurier). Infolge dieser Stellung tritt Trachelosaurus nahe an Ophiacodon heran. Da auch bei einem andern mit Ophiacodon weitläufig verwandten Tiere, das wir gleich besprechen werden, eine auffallende mit oberem Schläfendurchbruche verbundene Langhalsigkeit auftritt (Araeoscelis), so kann man Trachelosaurus für einen äußerst primitiven Vertreter der Sauropterygier halten, der diese Tiere mit jenen primitiven Pelycosauriern verbindet, bei denen noch unsichere Schläfenverhältninse herrschten.

---

[1]) Huene, Simosaurus. Loc. cit. 1921 (p. 29—30).

[2]) Broili, Trachelosaurus Fischeri n. gen. n. spec. ein neuer Saurier. Jahrb. preuß. geolog. Landesanstalt. Berlin 1916.

Für die ganze Placodontier und Sauropterygier umfassende Gruppe schlage ich den Namen Dranitesauria (ὁ δρανιτης der Ruderer) vor.

15. **Araeoscelis** (Tab. II, Fig. 7)

Über die permische Araeoscelis Nord-Amerikas liegt bisher bloß eine Beschreibnng Willistons vor[1]). Der Schädel ist sehr eigentümlich. Es ist nur eine Schläfenöffnung vorhanden. Vorne und außen wird sie vom Postorbitale begrenzt, das gegen rückwärts einen langen Fortsatz entsendet, vorne und innen bildet das Parietale die Begrenzung, rückwärts und innen legt sich, so wie bei den rezenten Lacertiliern, ein gegen vorne ziehender Knochenspan auf das Parietale auf und verdrängt dies von der Schläfengrube. Die Verbindung zwischen dem Postorbitale und den kleinen spanförmigen Knochen wird durch den Oberrand eines flachen, breiten Knochens gebildet, der den größten Teil des Schläfenbogens ausmacht. Dieser Knochen legt sich in der unteren Partie des Bogens vorne auf das Jugale, rückwärts auf das lange Quadratum auf. Die Lage des großen flachen Knochens ist die eines Quadratojugale und der Span entspricht, da sich das Tabulare, wie Watson ausführte, immer auf die Rückseite, nie aber auf die Vorderseite des Parietale legt, keinem Tabulare, sondern einem reduzierten Squamosum, das aber den Zusammenhang mit dem Quadratum ebensowenig verlor, wie etwa bei Uromastix. Der Schläfenbogen von Araeoscelis besteht demnach zum größten Teil aus Jugale, Postorbitale und Quadratojugale. Zwischen dem Jugale und dem Quadratojugale liegt scheinbar ein Foramen. Die Zähne von Araeoscelis sind thekodont oder in flachen Näpfen gelegen (protothekodont).

In dem nur aus 7 Wirbeln bestehenden Halse fällt die Länge der Wirbel auf. Die Rippen sind zweiköpfig, doch ist die Teilung nur schwach entwickelt, die Scapula läßt sich schwer mit der eines anderen Reptils vergleichen, der Humerus zeigt ein Foramen entepicondyloideum und ein Foramen ectepicondyloideum. Das Becken weist ganz den Bau der Varanosaurier auf, doch ist das Foramen in der Medianlinie sehr klein. Die Extremitätenknochen sind alle sehr schlank (Tab. IV, Fig. 7), ferner, dies ist besonders auffällig —, sehr dünnwandig und im Innern hohl. Der permische, im allgemeinen Araeoscelisartige Kadaliosaurus[2]) besitzt nicht hohle

[1]) Williston, Osteology of some Amerian permian Vertebrates. Journal of Geology. Chicago 1914.

[2]) Ders., Osteology etc. Loc. cit. 1914. — Credner, Die Stegocephalen und Saurier aus dem Rotliegenden. VIII. Teil, Kadaliosaurus. Zeitschr. deut. geol. Gesell. 1889.

sondern spongiöse Extremitätenknochen, die hohle Natur ist daher bloß ein Genusmerkmal. Die Rippen sind bei beiden hohl. Auch der auffallenden Schlankheit der Extremitäten darf kein zu großer Wert beigelegt werden, denn man kann auf die Schlankheit der Femora von Telerpeton unter den Cotylosauriern und auf Tribolodon unter den Theriodontiern weisen; allerdings wird die Schlankheit, ferner die eigentümliche Krümmung des Femur von keiner der erwähnten Formen erreicht. Eine Andeutung einer sigmoidalen Krümmung und eine etwas ähnliche Lage des Trochanter findet sich immerhin an den Femora von Varanosaurus und Clepsydrops wieder. Astragalus namentlich aber Calacaneus sind groß. Alles in allem erinnert Araeoscelis, wenn man von dem großen Quadratojugale absieht, stark an die Lacertilier, ferner läßt sich aber namentlich das Ilium, dann aber auch der Schädel mit dem von Ophiacodon vergleichen, freilich hat Ophiacodon eine untere Schläfenöffnung, wogegen diese Araeoscelis fehlt.

Nach Watsons Schilderung und nach dem Betrachten der Abgüsse der Stücke scheint mir eventuell auch die aus der Tapinocephaluszone Südafrikas bekannte Broomia[1]) in die Nähe von Araeoscelis zu gehören. Das breite Basisphenoid erinnert an Casea, der Gaumen zeigt einen großen interpterygoidalen Spalt, ferner größere vordere Choanen, stark entwickelte Palatina und Pterygoidea, die, wie bei Araeoscelis, reichlichen kleinen Zahnbesatz haben, dann erinnert der Gaumen auch etwas an Casea, das Transversum ist flächenhaft entwickelt, zwischen Palatium und Transversum bleibt nur eine kleine Öffnung übrig. Zwischen Jugale und Quadratojugale fand im Niveau der Zahnreihe überhaupt keine Verbindung statt, eine diese beiden Teile etwa verbindende Brücke mußte daher in der Lateralansicht eine hoch hinaufreichende Konkavität zeigen. Die Wirbel von Broomia sind tief amphicoel und einköpfig, die Interclavicula fast kreuzförmig mit verbreiterter Mitte. Die Wirbel zeigen Reste vom Notochord, Intercentra sind vorhanden, die Rippen sind mit verlängertem unterem Teile und kurzen Querarmen. Das Ilium zog gegen vorne und unten und erinnert an jenes der primitiven Pelycosaurier, die Claviculae sind medial verbreitert wie bei Seymouria, Dimetrodon, den Agamiden, Scincoiden und Lacertiden, das Femur ist schlank und sigmoidal gekrümmt, der Fuß erinnert stark an Ophiacodon. Dies alles spricht dafür, daß Broomia den primitiven Pelycosauriern und auch Araeoscelis nahe stehen dürfte.

---

[1]) Watson, Broomia perplexa a new fossil reptile. Proc. Zool. Soc. London 1914.

Freilich ist auch zu bedenken, daß die permische Broomia vielleicht mit den Diadectiden und Telerpeton verwandt sein könnte, denn die transversal verbreiterten Zähne weisen dorthin.

Eine weitere größere Form, die mit Araeoscelis irgendwie verwandt ist, ist der von H.W. Meyer, Lortet[1]), Dames[2]), Andrae[3]) und zuletzt von Watson[4]) besprochene Pleurosaurus, mit dem Brooms Palacrodon[5]) identisch ist. Im Gegensatze zu Araeoscelis, die einen langen Hals aufweist, ist bei dieser Form der Hals kurz, ferner tritt aber bei Pleurosaurus auch eine Extremitätenverkürzung auf. Mit letzterer geht speziell bei verschiedenartigen Lacertiliern eine Halsverkürzung oft einher und der Halsverkürzung von Pleurosaurus kommt daher, da die Wirbelzahl konstant bleibt, kein sehr großer systematischer Wert zu.

Die Schläfenöffnung ist bei Pleurosaurus aus denselben Elementen gebaut wie bei Araeoscelis, nur ist das Squamosum und das Quadratojugale kleiner. Der Pleurosaurus-Humerus zeigt, so wie bei Araeoscelis und den Rhynchocephalen, Foramen entepicondyloideum und Foramen ectepicondyloideum, die Wirbel sind bikonkav, erinnern also an die Rhynchocephalen und an einige Lacertilier. Die Rippen sind einköpfig, doch zeigen ihre Gelenkflächen Meyer zufolge Andeutungen einer Trennung. Das Becken ist etwas reduziert, zeigt aber rhynchocephal- oder lacertilierartigen Bau, nur ist die Pubis relativ breit, Scapula und Coracoid sind schleißlich bei Pleurosaurus zu stark reduziert als daß sie systematisch verwertbar wären. Die Schuppen waren polygonal, erinnern also an den primitiven Schuppentypus der Lacertilier.

Infolge des im allgemeinen zwar lacertilier- oder ryncho-cephalierartigen Baues und der einfachen Schläfenbogen steht Pleurosaurus dem Araeoscelis relativ am nächsten.

---

[1]) Lortet, Les reptiles fossiles du bassin du Rhône. Archives du Mnsée d'Histoire Naturelle. Lyon 1892.

[2]) Dames, W., Beitrag zur Kenntnis der Gattung Pleurosaurus. Sitzber. preuß. Akad. d. Wiss. Berlin 1890.

[3]) Andrae A., Acrosaurus Frischmanni. Bericht Senckenberg. Naturforsch. Gesellsch. Frankfurt 1893.

[4]) Watson, Pleurosaurus and the homologies of the bones of the temporal region of the lizards Skull. Ann. Mag. Nat. Hist. London 1914.

[5]) Broom, R., On a new South African Triassic Rhynchocephalian. Trans. S. Afric. Philos. Soc. 1906. — Nopcsa, Zur systematischen Stellung von Palacrodon. Centralbl. f. Min. Geol. u. Palaeontologie. Stuttgart 1907.

16. Chamaeleon (Tab. II, Fig. 4)

Ohne hier die vielumstrittene Frage untersuchen zu wollen, ob die Rhiptoglossa, zu denen Chamaeleon[1]), Brookesia[2]) und Rhampholeon[3]) gehören, innerhalb der Lepidosaurier eine den Ophidiern gleichwertige Gruppe sind oder ob sie sich durch die Uroplatiden[4]) mit den Lacertilieren verbinden, können sie, da es für den Zweck dieser Arbeit genügt, als die spezialisiertesten Repräsentanten der Lacertilier betrachtet werden. Da bei der Mehrzahl der Reptilien die Systematik, weil es sich meist um ausgestorbene Formen handelt, nur auf dem Knochenbaue beruht, kann an dieser Stelle natürlich auch bei den Lacertiliern nur dieser besprochen werden[5]). Am Schädel von Chamaeleon fällt auf, daß der Condylus occipitalis nur aus den Exoccipitalia besteht, der von Watson[6]) als Quadratojugale bestimmte Knochen springt frei stark gegen rückwärts hervor und verbindet sich mit einem gegen hinten ziehenden Fortsatz des Parietale, ein Squamosum kommt bei Chamaeleon vor, fehlt aber bei verwandten Formen (Rhampholeon), das Quadratum ist am Schädel vollkommen frei beweglich. Es artikuliert sein oberer Kopf bei Chamaeleon mit Squamosum und Quadratojugale; bei Brookesia, einer mit Chamaeleon verwandten Form, legt sich das Quadratum auch an das Otosphenoid an. Das Praemaxillare tritt an die Nasenöffnung nicht heran. Der Vomer ist bei Chamaeleon unpaar und merkwürdigerweise fehlt allen Chamaeleontiern ein Epipterygoid. — Ein Vorspringen des Parietale gegen rückwärts findet sich bei den Lacertiliern im allgemeinen nur selten (Basiliscus und Corythophanes)[7]),

---

[1]) Eine moderne monographische Bearbeitung des Schädels der Chamaeleontier fehlt noch und es mnß daher anf die älteren Arbeiten von Brühl (Zootomie aller Thierclassen, Wien 1876—1886) und Parker (Trans. Zool. Soc. London 1885) verwiesen werden.

[2]) Siebenrock, Das Skelet von Brookesia. Sitzber. Akad. d. Wiss., Wien 1893.

[3]) Werner, Zur Kenntnis des Skeletes von Rhampholeon. Arbeiten Zoolog. Institut. Wien 1902.

[4]) Siebenrock, Das Skelet von Uroplates. Annalen Naturhist. Hofmuseums. Wien 1893.

[5]) Siebenrock, Zur Kenntnis des Kopfskelettes der Scincoiden, Anguiniden etc. Ann. Natnrhist. Hosmusenms. Wien 1893. — Ders., Das Skelet der Lacerta Simonyi. Sitzber. Akad. d. Wiss. Wien 1894. — Ders., Znr Kenntniss des Rumpfskeletes der Scincoiden etc. Ann. Natnrhist Hofmuseums. Wien 1895. — Ders., Das Skelet der Agamiden. Sitzber. Akad. d. Wiss. Wien 1895. — Gervais, Recherches snr l'ostéologie de plnsieurs espèces d'Amphisbènes. Annales Sciences Zoolog. Paris 1853.

[6]) Watson, Pleurosaurus etc. Loc. cit. London 1914.

[7]) Duméril et Bibron, Mission Scientifique en Mexique. Paris 1870.

ein chamaeleonartiger Vorsprung des Quadratojugale findet sich nur bei Agamiden (Lyriocephalus[1])). Schädelstacheln, die an jene der Cotylosaurier erinnern, kommen bei den Lacertiliern nur bei Phrynosoma[2]) (Iguanidae) vor.

Die Elemente des Atlasringes berühren basal den Epistrophens. In der Wirbelsäule fällt bei Chamaeleon die geringe Zahl der Halswirbel auf (5), Rückenwirbel gibt es bei Rhampholeon und bei Chamaeleon 15, wogegen bei einer andern Form, Brookesia, die Zahl auf 9 sinkt. Ein eigentümliches Sparrenwerk, das aus einem Tuberkeln und Dornen tragenden Knochengerüst besteht, das sich, einen Bogen bildend, auf die Neurapophysen und auf seitliche Exkreszenzen der Wirbelbögen auflegt, charakterisiert Brookesia. Ein Episternum fehlt allen Chamaeleontiern, ebenso fehlen die Claviculae, hingegen legen sich bei Rhampholeon die von den Coracoidea losgelösten Praecoracoidea etwas übereinander. Das Ilium steht bei Chamaeleon senkrecht, es zieht also nicht wie bei den übrigen Lacertiliern und Araeoscelis mit seinem unteren Ende gegen vorn. Da die Pubis ein Foramen obturatorium zeigt, sieht man, daß die zwischen Ischia und Pubes liegende Öffnung (das Foramen cordiforme) aus einer median gelegenen Anlage hervorging. Vor den Pubes befinden sich zwei kleine Knochen (Epipubica), die aber nur das Genus Chamaeleon charakterisieren, sie fehlen schon bei Rhampholeon und Brookesia. In den Extremitäten ist bei den Chamaeleontidae die extreme Modifikation der Hand und des Fußes zu einer Zange bemerkenswert. Es werden drei der Zehen den beiden andern opponiert.

An den Typus Chamaeleon schließen sich im wesentlichen alle anderen Squamaten an, doch unterscheidet sich deren Schädelbau von dem der Chamaeleontidae dadurch, daß das Basisoccipitale an der Bildung des Condylus teilnimmt, die Praemaxillaria an die Nasenöffnungen herantreten, die Zähne nicht akrodont, sondern meist pleurodont sind, zuweilen aber in flachen Näpfen liegen (Pythonomorphen), ja zuweilen sind sie sogar innerhalb derselben Familie bald akrodont, bald pleurodont. Agamodon ist z. B. unter den sonst pleurodonten Amphisbaenen akrodont[3]). Pterygoidzähne kommen vor.

---

[1]) Boulenger, Fauna of British India. London 1890.

[2]) Bryant, The horned lizards of California. Univers. of California Publications in Zoology. Berkeley 1911; Abels Angabe (Stämme der Wirbeltiere. Berlin 1919 S. 347), daß die Phrynosoma-Stacheln kein knöchernes Substrat hätten, ist richtig zu stellen.

[3]) Peters, Über eine neue Art und Gattung der Amphisbaenen Agamodon. Sitzungsber. preuß. kgl. Akad. d. Wiss. Berlin 1882.

Die Zahl der Halswirbel beträgt meist 7, sie kann jedoch bis auf 12 steigen (Dolichosaurus[1])). Die Wirbel selbst sind meist procoel, ausnahmsweise aber amphicoel (Uroplates). Spuren von Intercentra finden sich nur selten (Uroplates). Im Schultergürtel sind Claviculae und Episternum meist vorhanden, und zwar hat das Episternum oft, sogar wenn es schon erheblich reduziert ist (Ophisaurus[2]), Ophiodes, Voeltzkowia[3])), meist die Gestalt eines Kreuzes (+) oder die eines schlanken T[4]); stabförmig ist es nur bei Heloderma[5]) oder einigen Pythonomorphen, so z. B. Holosaurus[6]). — Im Gegensatz zu den Chamaeleoniden sind Scapula und Coracoid bei den übrigen Lepidosauriern meist fenestriert, doch fehlt die Fenestrierung bei Moloch, Heloderma, Adriosaurus[7]), dann bei vielen Pythonomophen[8]), und wenn der Schultergürtel atrophiert (Anguiniden, Scincoiden). Ventralrippen sind vorhanden[9]). Das Ilium der meisten Lepidosaurier zieht, so wie bei Ophiacodon und Varanosaurus, gegen vorn und unten. Aus einer Ophiacodon-Pubis könnte, durch Reduktion der bei der Medianöffnung gelegenen dünnen Partie eine Squamaten-Pubis entstehen (Tab. V, Fig. 9, Uromastix). Die Extremitätenknochen der Lacertilier sind meist schlank, es findet sich ein Foramen ectepicondyloideum, das Femur erinnert an Araeoscelis (Tab. IV, Fig. 9, Amblyrhynchus), ein primitiver Flossenbau mit mäßiger Vermehrung der Phalangen findet sich bei den Pythonomorphen.

Da bei der Systematik der rezenten Squamaten zahlreiche Eigenschaften verwendet werden, die sich im Skelettbau nicht

---

[1]) Nopcsa, Über die varanusartigen Lacerten Istriens. Beiträge z. Geolog. u. Palaeont. Österr.-Ungarns u. d. Orients. Wien 1903.

[2]) Müller, Die Reduktion des Brustschultergürtels der Saurier. Inaugural-Dissertation. Leipzig.

[3]) Rabanus, Das Skelett von Voeltzkowia; in: Voeltzkow Reise in Ostafrika 1911.

[4]) Fürbringer, Zur vergleichenden Anatomie des Brustschulterapparates. IV. Theil. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. 1900.

[5]) Shuffeldt, Contributions to the anatomy of Heloderma. Proc. Zool. Society. London 1890.

[6]) Capps, The girdles and hind limbs of Holosaurus abruptus. Journal of Geology. Chicago 1907.

[7]) Nopcsa, Zur Kenntnis der fossilen Eidechsen. Beiträge z. Palaeont. Österr.-Ungarns u. d. Orients. Wien 1908.

[8]) Williston, Mosasaurs. University Geologial Survey of Kansas. Vol. IV. Topeka 1898.

[9]) Beddard, On the Parasternum of Tiliqua. Proc. Zool. Soc. London 1904. — Ders., Abdominal ribs in Trachysaurus. Proc. Zool. Soc. London 1906.

zeigen, geht die Systematik dieser Formen stark ins Detail. Wollte man so eine Systematik mit jener Systematik der fossilen Formen vergleichen, die sich nur auf den Knochenbau aufbaut, so hieße dies mit zweierlei Maßstab messen. In einer die Reptilien gleichmäßig behandelnden Arbeit muß so etwas vermieden werden. Ohne der Kenntnis der rezenten Formen würde ein Palaeontologe innerhalb der Squamaten relativ wenig Gruppen unterscheiden. Ich glaube, es würde nur die Abtrennung der Chamaeleontier, der Amphisbaenen, der Platynoten, der Pythonomorphen, der Dolichosaurier und eventuell der Geckoniden einschließlich der Uroplatiden von dem übrigen Materiale möglich werden. Sicher scheint mir auch weiter, daß in so einem Falle die systematische Stellung von Formen, wie Eublepharia, Voeltzkowia, Aniella und vielen andern strittig bleiben würde.

Für unsere Zwecke genügt es, auf das schlanke stabförmige Epipterygoid aller Squamaten (exkl. Chamaeleontier), auf die oft breite Parietalregion und die ursprünglich nur aus Tuberkeln bestehenden, zum Teil starke Hautverknöcherungen mehrerer Lacertilier zu weisen[1]), dann den auffallend offenen Gaumen der Platynoten (Helodermatiden + Varaniden) zu betonen, bei den Dolichosauriern ist die Länge des Halses und die starke Reduktion der Extremitäten hervorzuheben, von denen sich letztere allerdings auch bei den eigentlichen Lacertiliern mehrfach findet, hier aber stets mit einer teilweisen Kürzung des Halses verbunden ist; bei den Pythonomorphen ist das Gewicht weniger auf den Kopf zu legen, der an den der Varaniden gemahnt, sondern auf das Quadratum[2]), auf die Flossen (Clidastes), und auf die Ruderschwanzentwicklung, bei den Uroplatiden wäre auf die Intercentra und die bikonkaven Wirbel der Geckoniden zu weisen, bei den Amphisbaenen endlich ist die gewaltige Streckung des kranialen Teiles des Schädels, die Verkürzung des fazialen, sowie der Verlust aller Schläfenbögen und des Postorbitalbogens besonders zu erwähnen.

---

[1]) Schmidt, W. J., Das Integument von Voeltzkowia mira. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. 1910. — Ders., Studien am Integument der Reptilien. I. Die Haut der Geckoniden. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. 1912. — Ders., Studien am usw. II. Die Hautverknöcherungen von Heloderma. Zoolog. Jahrbücher. Jena 1912. — Ders., Studien am usw. III. Über die Haut der Gerrhosauriden. Zoolog. Jahrbücher. 1912. — Ders., Studien am usw. V. Anguiniden. Zoolog. Jahrbücher. 1914.

[2]) Dollo, L., Un nouvelle opercule tympanique de Plioplatecarpus. Bull. Soc belg. geol. palaeont. hydrolog. Bruxelles 1905.

Durch diese Hinweise gelangen wir ungefähr auf den Standpunkt Fürbringers vom Jahre 1900, der innerhalb der Squamaten nur Lacertilia, Platynota, Mosasauria, Amphisbaenen und Chamaeleodontier unterscheidet. Auf Grund der verschiedenen Form des Episternums könnte ein Palaeontologe innerhalb der Lacertilier selbst noch die vorgeschritteneren mit kreuzförmigem Episternum von jenen mit T-förmigem trennen und das stabförmige Episternum von Heloderma und den Pythonomorphen als Resultat einer Rückbildung betrachten, eventuell würde ein Palaeontologe auch noch der Akrodontie einen systematischen Wert zuschreiben, zu einer so ausführlichen Gliederung, wie sie heute die Zoologen haben, würde er aber gewiß nie gelangen. Betrachtungen dieser Art sind natürlich für die Bewertung der fossilen Formen äußerst wichtig, da sie die Lückenhaftigkeit einer rein paläontologischen Betrachtung veranschaulichen.

Nach der ganz besonderen Betonung dieser Charaktere hat man zu den echten Lacertiliern nach Ausschluß von Palaeiguana mehrere mesozoische Formen, so Ardaeosaurus und Euposaurus zu stellen[1]. Saniva[2] und Megalania[3], ferner Glyptosaurus[4] gehören offenbar zu den Platynota, bei andern Resten (Macellodus, Enigmatosaurus, Naocephalus, Patricosaurus) ist die systematische Stellung fraglich. Coniosaurus gehört wohl zu den Dolichosauriern und hat sein Gegenstück in Globidens[5] unter den Phythonomorphen, und Phalarodon unter den Ichthyosauriern, und eine ähnliche Zahndifferenzierung zeigt auch Thalattosaurus. Was die chronologische Verteilung der Familien der Lepidosaurier anbelangt, so sieht man, daß die Acrosaurier in Europa und Afrika von der Cynognathuszone (mittlere Zone) bis in das Tithon reichen; die Dolichosaurier kennt man aus der ganzen Kreide, die Pythonomorphen aus der oberen Kreide, Platynota scheinen im Eozän häufig zu sein, echte Lacertilier und Amphisbaenen kennt man seit dem Eozän.

---

[1]) Betreffs Ardaeosaurus und Euposaurus vergl. Nopsca, Zur Kenntnis der foss. Eidechsen. Loc. cit. 1908.

[2]) Gilmore, New Description of Saniva ensidens. Proc. U. S. National Museum. Washington 1922.

[3]) Fejérváry, Contributions to a Monography on fossil Varanidae and on Megalanidae. Annales Musei National. Hungarici. Budapest 1918.

[4]) Boulenger, Les lézards Helodermatides de l'Eocène supérieure de la France. Compt. Rend. Acad. France. Paris 1918.

[5]) Dollo, Globidens Fraasi, Mosasaurien mylodonte. Archives de Biologie 1913.

17. Crotalus (Tab. II, Fig. 6)

Durch ihre große Zahl von einander ähnlichen procoelen Wirbeln, durch den Mangel an Schultergürtel, Becken und Extremitäten, durch die Länge des Unterkiefers, dem ein Coronoid fehlt, durch die infolge der Länge des ganzen Suspensorium Mandibulae mögliche ungeheuere Dehnbarkeit des Rachens, durch das merkwürdige Suspensorium Quadrati, das aus einem sich auf das Parietale auflegenden Knochen besteht, durch die eigentümliche Bewegbarkeit des Oberkiefers gegen den übrigen Schädel, den Besitz großer Giftzähne, den Mangel jeder Spur eines Schläfenbogens, den unvollkommenen Orbitalbogen und die vollständige, aber auf merkwürdige Art erzielte Ossifikation der Schädelkapsel unterscheidet sich Crotalus gut von allen andern Reptilien[1]).

Außer diesen Eigenschaften ist noch am Gaumen die Reduktion der lateralen Elemente auf Knochenspangen und die starke Entwicklung von Basisphenoid und Basioccipitale zu erwähnen. In der Wirbelsäule ist noch das Auftreten eines großen Zygosphens resp. Zygantrums und die große Beweglichkeit der einköpfigen Rippen zu betonen, die als Neuerwerbung ein Tuber costae zeigen. Mehrere der bisher hervorgehobenen Eigenschaften treten auch bei andern Schlangenarten, allerdings weniger prononciert auf.

Die durch das Transversum hervorgerufene Rotationsfähigkeit des Maxillare der Giftschlangen, die den übrigen Schlangen meist abgeht, ist auch von einer colubriden Schlange (Xenodon)[2]) bekannt. Die Kiefer können bei den Schlangen fallweise mit dem übrigen Schädel verwachsen (Glauconiden, Uropeltiden, Ilysiiden), bei den übrigen Schlangen ist aber ihre Verbindung locker. Der Kontakt der rückwärtigen Enden der Pterygoidea mit den Quadrata fehlt bei Glauconiden und Typhlopiden. Die Giftzähne sind, wenn sie überhaupt auftreten, bei den verschiedenen Gruppen der Schlangen an verschiedenen Stellen der Zahnreihe entwickelt. Der Postorbitalbogen ist bei den Pythoniden noch vollkommen erhalten, die Gaumenelemente sind bei dieser Gruppe noch nicht zu Spangen reduziert. Ein Kronfortsatz findet sich bei Typhlopiden, Uropeltiden und Pythoniden. Stärkere Beckenrudimente finden

---

[1]) Jan, Iconographie des Ophidiens. Vol. III. Milano 1870. — Boulenger, Catalogue of Snakes in the British Museum. Vol. I—III. London 1893—1896.

[2]) Boulenger, A colubrid snake (Xenodon) with a vertically movable maxillary. Proc. Zool. Soc. London 1915.

sich bei den Pythoniden und bei den Glauconiden[1]). Die Wirbelzahl ist schwankend. Sie ist bei den Giftschlangen relativ klein, dann bei jenen, die unterirdisch leben, noch kleiner, bei den terrestren Schlangen mittelgroß, bei den baumbewohnenden Schlangen in der Regel sehr groß. Bei den Wasserschlangen läßt sich eine Gruppe unterscheiden, deren Wirbelzahl etwa der unteren Grenze der Wirbelzahl der Festlandschlangen gleichkommt, während die andere Gruppe der Wasserschlangen fast so viele Wirbel aufweist, wie die Baumschlangen. Unter den im allgemeinen relativ primitiven Pythoniden ist die Wirbelzahl stets relativ groß; es nähert sich die Wirbelzahl im wühlenden Genus Eryx dem unteren Werte der Wirbel der festlandbewohnenden Schlangen, im Genus Python übersteigt sie den bei den Baumschlangen gefundenen Wert, bei dem arborikalen Corallus ist sie noch größer. Die größte Wirbelzahl hat eine Wasserschlange des Eozän (Archaeophis). Dessen ungeachtet zeigt sich, daß die Wirbelzahl bloß von der Lebensweise abhängt[2]). Allen geologisch alten Schlangen fehlt ein Tuber Costae (Archaeophis[3]), Pterosphenus[4]), Pachyophis[5])). Nopcsa faßt alle diese kretazisch-eozänen Formen als Cholophidier zusammen, stellt ihnen die Angiostomen (Glauconiden und Typhlopiden) gegenüber und bildet für die andern Schlangen den Begriff Alethinophidia. — Die Pachyophis des Neokom scheint die Cholophidier mit den Dolichosauriern zu verbinden. Als Argumente führt Nopcsa die Form des Oberkiefers, die Zahl der Halswirbel und die Form der Rückenwirbel an. Unter den Alethinophidiern lassen sich, wie Rochebrune und Boulenger zeigten, die Pythoniden, Uropeltiden, Ilysiiden, Colubriden und Viperiden im Knochenbau leicht trennen. Weniger gilt dies für die Xenopeltiden und Amblycephaliden. Wir müßten die Pythoniden etc. vom palaeontologischen Standpunkte aus als Unterfamilien bezeichnen, was wohl bei den Zoologen Widerspruch erregt. Die Absicht, in dieser Arbeit den Stoff gleichmäßig zu behandeln,

---

[1]) Fürbringer, Knochen und Muskeln der Extremitäten bei den schlangenähnlichen Sauriern. Leipzig 1870.

[2]) Tabellen in: Nopcsa, Eidolosaurus und Pachyophis. Palaeontographica, Berlin 1923 (in Druck).

[3]) Janensch, Über Archaeophis proavus. Beiträge zur Palaeontolog. Öster.-Ungarns u. d. Orients. Wien 1906.

[4]) Ders., Pterosphenus Schweinfurti und die Entwicklung der Palaeophiden. Archiv für Biontologie. Berlin 1906.

[5]) Nopcsa, Eidolosaurus und Pachyophis. Palaeontographica. Berlin 1923. (Im Druck.)

verbietet ein weiteres Eingehen auf die Details dieser so interessanten aber homogenen Gruppe.

Araeoscelia, Acrosauria und Squamaten sind als Parapsida vereinbar.

18. Sphenodon

Obzwar Sphenodon, wie im Folgenden gezeigt wird, nicht der spezialisierteste Vertreter der Rhynchocephalen ist, so muß er doch deshalb als Typus der Gruppe gelten, weil von ihm auch andere Teile als bloß das Skelett untersucht werden können (Tab. III, Fig. 1). In der Seitenansicht zeigt der Schädel einen akrodonte Zähne tragenden Kiefer, der systematisch ziemlich belanglos ist, vorn trägt ein starkes Praemaxillare je zwei Zähne, weitere Zähne sind am Palatium und zuweilen auch am Vomer vorhanden. Von der Seite sieht man zwei auch in der Oberansicht sichtbare große Schläfendurchbrüche, die durch Jugale, Squamosum, Postorbitale und Parietale begrenzt werden. Rückwärts sieht man neben dem Foramen Magnum eine Öffnung zwischen Quadratum und Quadratojugale, wie eine solche schon bei Dimetrodon auftritt, dann einen Spalt unterhalb des Paroccipitale und eine große Öffnung zwischen Paroccipitale, Parietale und Squamosum.

Die Wirbel sind amphicoel, Intercentra sind vorhanden. Die Elemente des Atlasringes drängen den kleinen Odontoidfortsatz stark gegen oben und umfassen ihn z. T. auch von der Seite.

In dem ein T-förmiges Episternum zeigendem Schultergürtel fällt bei sonstiger Ähnlichkeit mit dem Schultergürtel der Squamaten der Mangel einer Fenestrierung von Scapula und Coracoid auf. Das Becken zeigt ein einheitliches Foramen cordiforme, die Pubis ein Foramen obturatorium, das Ilium zieht jedoch steiler abwärts, als es bei den Squamaten der Fall ist. Der Humerus zeigt Foramen entepicondyloideum und Foramen ectepicondyloideum.

Fast alle diese Eigenschaften trifft man auch bei Homoeosaurus[1]), weshalb man ihn im allgemeinen in die Nähe von Sphenodon stellt, ebenso Opistias[2]), von dem nur das Dentale bekannt ist. Saphaeosaurus, den Watson[3]) mit Pleurosaurus vereinigen zu müssen glaubte, hat zwei Schläfenbögen, ist daher auch mit

---

[1]) Boulenger, On British remains of Homoeosaurus etc. Proc. Zool. Soc. London 1891. — Grier, A new Rhynchocephalian from the Jura of Solenhofen. Annals Carneg. Museum. Pittsburgh 1914.

[2]) Gilmore, A new Rhynchocephalian Reptile from the Jurassic. Proc. U. S. National Museum. Washington 1909.

[3]) Watson, Pleurosaurus etc. Ann. Mag. Nat. Hist. London 1914.

Sphenodon verwandt, zeigt jedoch Boulenger[1]) zufolge noch ein „Supratemporale“ und zahnlose Kiefer, weshalb ihn Boulenger als den Vertreter einer eigenen Familie betrachtet. Ohne die Wichtigkeit der von Boulenger beobachteten Tatsache kontestieren zu wollen, glaube ich in ihm nur den den Vertreter einer Unterfamilie der Familie der Sphenodontiden erblicken zu können.

An Sphenodon schließen sich recht gut zwei von Dollo, Lemonie und Barnum Brown[2]) beschriebene aquatische Formen an, die sich in Nordamerika und Europa in Kreide- und Eozänschichten finden, nämlich Champsosaurus und Simoedosaurus. Von Sphenodon ist Champsosaurus vor allem leicht dadurch unterscheidbar, daß im Schädel die Choanen auch rückwärts vom Intermaxillare begrenzt werden. Dies ruft wieder infolge der ein Rostrum bewirkenden Verlängerungen der Nasalia, Praefrontalia und der Maxillaria, ferner infolge der geringen Partizipierung des Vomer am Rostrum und endlich infolge der Persistenz der inneren Choanen in einer rückwärtigen Lage eine Nasenröhre hervor, die, da die Praefrontalia vor dem Frontale zusammenwachsen. vorn von den Praemaxillaria, dann bloß von den Maxillaria, endlich von Vomeres Maxillaria und Praefrontalia gebildet wird. Ein Knochen teilt diese Nasenwand dort, wo sie nur von Maxillare umhüllt wird, longitudinal in zwei gleiche Teile. Ob dies ein Ethmoid ist, scheint deshalb fraglich, weil sich ein analoger Knochenspan zuweilen auch am Rostrum langschnauziger Krokodile findet[3]). Nasenröhren wie bei Champsosaurus finden ihresgleichen unter den Reptilien nur bei den Krokodilen, doch handelt es sich bloß um eine Konvergenz. Die äußere Nasenöffnung selbst wird beim europäischen Simoedosaurus sowie bei Sphenodon von dem Praemaxillare, dem Maxillare und dem Nasale, bei dem amerikanischen Champsosaurus aber nur vom Nasale und Praemaxillare begrenzt. Das bei Sphenodon bekannte Septomaxillare wurde noch nicht gefunden. Zähne sind gut entwickelt auf den Kieferknochen, ferner rudimentär auf Palatinen, Vomeres, Pterygoidea und Ectopterygoidea zu finden. Die Zähne der Kieferknochen liegen in flachen Näpfen und zeigen eine Schmelzfältelung, wie die Zähne von Ichthyosaurus. Den

---

[1]) Boulenger, Sur le genre Saphaeosaurus. Comptes rend. Acad. Sciences. Paris 1919.

[2]) Barnum Brown, The Osteology of Champsosaurus. Mem. Amer. Mus. Nat. Hist. New York 1906.

[3]) Mook, Ch. C., Skull characters of recent Crocodilia. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New York 1921.

akrodonten Sphenodonzähnen gegenüber zeigt sich hier ein primitiveres Stadium der Befestigung.

Die Schläfenbogen von Champsosaurus erinnern an Sphenodon, doch fehlen das Foramen lacrymale und das Foramen zwischen Quadratum und Quadratojugale. Das Spleniale nimmt, im Gegensatze zu Sphenodon, bei Champsosaurus an der Unterkiefersymphyse teil.

Ein seitliches Umfassen des Odontoid fehlt. Die Wirbel sind biplan oder nur schwach bikonkav, die Halswirbel tragen zweiköpfige, die anderen einköpfige Rippen. Der Schultergürtel erinnert an Sphenodon, im Beckengürtel zeigt das Ilium sphenodonartigen Typus, aber das Einsetzen einer mit dem aquatischen Leben dieses Tieres zusammenhängenden Reduktion. Die Ischia und die Pubes sind je zwei große, fast allenthalb zusammenstoßende Platten, die einer frühen Verknöcherung eines knorpeligen Embryonalstadiums von Sphenodon entsprechen[1]). Im Vereine mit den starken Bauchrippen erhält die Bauchfläche von Champsosaurus so ein plesiosaurierartiges Gepräge. Im phylogenetischen Teil wird auseinandergesetzt werden, daß es sich um eine sekundäre Beckenverbreiterung handelt. Das am Humerus bemerkbare Fehlen des Foramen entepicondyloideum und die Tendenz, auch das Foramen ectepicondyloideum in eine Rinne zu verwandeln, ist eine aquatische Spezialisation. Mit Sphenodon verglichen erweist sich Champsosaurus insoferne primitiver, als sein Gaumen reichlicher bezahnt ist, die Zähne noch nicht akrodont sind, das Spleniale noch zur Symphyse heranreicht, diese noch fest ist und die Halswirbel noch zweiköpfige Rippen tragen. Spezialisationserscheinungen sind die gavialartige Schnauze, der damit zusammenhängende Mangel eines coronoidalen Fortsatzes, die Weite der Temporalbögen, das Fehlen der Foramina beim Lacrymale und beim Quadratum. Aquatische Anpassungen sind die mangelhafte Ossifikation der Halswirbelsäule, die biplanen Rückenwirbel und der Bau des Beckens und des Oberarmes. Auf diese Weise zeigt sich Champsosaurus als eine Form, die sich von primitiveren Formen als Sphenodon herausgebildet hat, es aber in der Spezialisation weiter brachte. Jaekels Polysphenodon[2]) aus der Trias kommt so einer Stammform der Champsosaurier näher als Sphenodon, leider kennt man nur den Gaumen.

---

[1]) Schauinsland, Weitere Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hatteria. Archiv für Mikroskop. Anatomie. LVI. 1900 (pag. 792—793).

[2]) Jaekel, Die Wirbeltiere. Berlin 1911.

Auch die von Broom beschriebene triadische Howesia[1]) steht dem Ursprung der Rhynchocephalen relativ nahe. Der Gaumen zeigt, soweit er erhalten ist, recht diffuse Bezahnung, sogar das Maxillare trägt mehrere Reihen von Zähnen. In der Seitenansicht zeigt sich, daß zwei Jochbögen existierten, der Schultergürtel ist rhynchocephal, das Becken zeigt ein breites Ilium und plattenförmige Pubes und Ischia mit verdickten Außenrändern, es ist also genau so gebaut, daß es in prächtigster Weise zwischen dem Becken der Pelycosaurier und jenem der Rhynchocephalen vermittelt, ja, das Ilium ist sogar weniger rhynchocephal gebaut als bei manchen Pelycosauriern, denn es erinnert an Clepsydrops, übrigens sind auch Ischium und Pubis wie bei Ophiacodon gebaut. Außer Jaekels triadischem Polysphenodon kommen Howesia auch die triadischen Formen Hyperodapedon[2]), Rhynchosaurus[3]) und Stenometopon[4]) nahe. Burckhardts Figur von Hyperodapedon zeigt, daß sich der Hyperodapedonschädel völlig dem Sphenodonschädel anschließt, und nur dessen Zwischenkieferzähne übertreibt, der von Huene beschriebene gleich alte Brachyrhinodon[5]) beweist, daß das Vorragen der Praemaxillaren, die Burckhardt bei Hyperodapedon als Trennungsmerkmal von Sphenodon annahm, nur dieser Form, ferner Rhynchosaurus und Stenometopon zukommt, die einköpfigen Rumpfrippen, die Woodward bei Rhynchosaurus beschrieb, passen gut zu den Rhynchocephalen. Die Coracoidea und das Becken von Rhynchosaurus und Hyperodapedon zeigen bedeutend breiteren Bau als bei dem rezenten Sphenodon, aber auch dies ist bei alten Formen zu erwarten. Namentlich gilt der viel breitere Bau für Ischium und Pubis, die daher an Champsosaurus erinnern. Offenbar in die Nähe dieser Formen gehört wohl auch Jaekels Eifelosaurus[6]). So zeigen sich in der Gruppe der Rhynchocephalen zwei auf primitiver Basis spezialisierte Gruppen,

[1]) Broom, Diaptosaurian Reptile Howesia. Proc. Zool. Soc. London 1906.

[2]) Boulenger, On Reptilian Remains from Elgin. Phil. Trans. Roy. Soc. London 1903.

[3]) Woodward, A. S., On Rhynchosaurus articeps. Rep. brit. Assoc. Adv. of Science. York 1906.

[4]) Boulenger, On Reptilian remains from Elgin. Phil. Trans. Roy. Soc. London 1903.

[5]) Huene, Über einen echten Rhynchocephalen aus der Trias von Elgin. Neues Jahrb. f. Min. Geol. u. Palaeontolog. Stuttgart 1910.

[6]) Jaekel, Ein nenes Reptil ans dem Buntsandstein der Eifel. Monatsbericht deutsch. geolog. Gesellsch. Berlin 1904.

nämlich Rhynchosauridae und Champsosauridae, und die mit den ersteren näher verwandten, doch akrodonten Sphenodontidae. Die Howesinae kann man als Unterfamilie der Rhynchosauridae, die Saphaeosaurinae als Unterfamilie der Sphenodontidae betrachten.

19. **Mystriosuchus** (Tab. III, Fig. 2)

Mystriosuchus und die mit ihm sehr nahe verwandten Formen (Machaeroprosopus, Palaeorhinus, Parasuchus, Angistorhinus, Angistorhinopsis, Phytosaurus) wurden vorwiegend von Mehl[1]), Huene[2]), Jaekel[3]), Mac Gregor[4]) beschrieben. Sie stammen alle aus der oberen Trias Europas, Indiens und Nordamerikas. Der Schädel zeigt ein langes, jedoch zum größten Teile nur aus den Praemaxillaren gebautes Rostrum. Bei einigen Formen (Phytosaurus) zeigt das Rostrum bis an das vordere Ende reichende Wucherungen, bei andern (Metarhinus, Machaeroprosopus) Wucherungen, die bloß bis an die Mitte des Kiefers reichen, bei einigen treten nur Exostosen auf (Mystriosuchus planirostris) und bei andern ist das Rostrum glatt (Angistorhinus, Palaeorhinus). Als sicher hat zu gelten, daß bei allen diesen Formen die Wucherungen Bißverletzungen entsprechen, wie sich solche auch bei rezenten Gavialen finden, ferner, daß möglicherweise sogar die Neigung zur Bildung von Exostosen, vielleicht sogar die Exostosenbildung selbst vererbt wurde, ob aber, wie Abel[5]) meint, diese eigentümliche „Verzierung“ der Schnauze bloß ein sexueller Charakter ist, scheint noch nicht ganz entschieden.

[1]) Mehl, Angistorhinus, a new genus of Phytosaurian. Journal of Geology. Chicago 1913. — Ders., The Phytosauria of the Trias. Journal of Geology. 1915. — Ders., New or little known Phytosanrs from Arizona. Quart. Bullet. University. Oklahoma 1916.

[2]) Huene, Beiträge zur Kenntnis und Beurteilung der Parasuchier. Geol. u. Palaeont. Abhandl. Jena 1911. — Ders., A new Phytosaur from the Pallisades near New York Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New York 1913. — Ders., Neue Beiträge zur Kenntnis der Parasuchier. Jahrb. Preuß. Geol. Landesanstalt. Bd. XLII. Berlin 1922. (Hier auch Literatur!)

[3]) Jaekel, Über die Wirbeltierfunde der oberen Trias von Halberstadt. Palaeontolog. Zeitschrift. Berlin 1914.

[4]) Mc. Gregor, The Phytosauria with special reference to Mystriosuchus. Mem. Amer. Mus. Nat. Hist. New York 1906.

[5]) Abel, O., Die Schnauzenverletznngen der Parasnchier. Palaeontolog. Zeitschr. Berlin 1922.

Eine ganz analoge Vererbung traumatischer Exostosen läßt sich, worauf Abel als erster hinwies[1]), auch bei Pesophaps konstatieren, wobei es allerdings nicht, wie Abel meint, um durch Bruchverletzungen hervorgerufene Knochenneubildung, sondern nur um Reizung des Periostes an so einer Körperstelle handelt, an der sich bei andern Vögeln Hornbildungen finden. Was bei Pesophaps besonders interessant ist, ist, daß seine Periostwucherungen sich nicht bloß auf die offenbar durch Schlag gereizte Stelle beschränken, sondern sich auf alle Armknochen, ja sogar auf das Sternum ausdehnen[2]). Genau dasselbe ist auch bei Phytosaurus konstatierbar, wo die vom Intermaxillare ausgehenden Wucherungen schließlich den ganzen Gesichtsschädel deformieren.

In der Oberansicht sieht man am Phytosaurusschädel dieselben Durchbrüche wie bei Sphenodon, doch ist hier die bei Sphenodon kleine lacrymale Öffnung ungeheuer vergrößert. Die bei Sphenodon vom Maxillare, Nasale und Praemaxillare und Septomaxillare begrenzten äußeren Nasenöffnungen werden bei Mystriosuchus nur von dem Nasale und dem Septomaxillare begrenzt, außerdem liegen sie nicht wie bei Sphenodon terminal, sondern hoch oben, weit rückwärts und in der Mittellinie des Schädels. Zum Atemholen im Wasser erfüllten sie ihren Zweck ebenso gut wie die terminalen Nasenöffnungen von Champsosaurus. Viel größer als in der Oberansicht ist die Ähnlichkeit zwischen Mystriosuchus und Sphenodon in der Rückansicht, denn lateral vom Foramen magnum findet man alle die Öffnungen von Sphenodon wieder. Die Zähne von Mystriosuchus sind thekodont, wie bei den Pelycosauriern, also von den akrodonten Zähnen von Sphenodon und den in Näpfen liegenden Zähnen von Champsosaurus verschieden. Im Gaumenbau sind die inneren Choanen Sphenodon gegenüber verschoben, sonst ist aber der Bau des Gaumens der gleiche und namentlich erinnern Basioccipitale und Basisphenoidale von Parasuchus auffallend an Sphenodon.

Die Elemente des Atlasringes treten basal an den Epistropheus heran. Die Wirbel sind schwach biplan, alle Rippen zeigen zwei Köpfe, sie sind also primitiver gebaut als bei Sphenodon und stehen auf diese Weise den Araeoscelis-Rippen näher.

---

[1]) Abel, O., Grundzüge der Palaeobiologie. Stuttgart 1912.
[2]) Gervais, Zoologie et Palaeontologie generale. Paris 1867/69.

Im Schultergürtel erinnert das Episternum an die Pelycosaurier und ist primitiver als bei Sphenodon oder den Squamaten. Die Veränderung dieses Knochens innerhalb der Cotylosaurier vom dolchartigen zum T-förmigen Typus, dann innerhalb der Ichthyosaurier vom dreieckigen zum T-förmigen, dann sein kreuzförmiger und T-förmiger Bau bei den Squamaten, der sich jedenfalls auch nur aus einem breiten, dolchförmigen Typus entwickeln konnte, dies alles weist, wie mir scheint, ziemlich überzeugend darauf, daß das T-förmige Episternum der höheren Cotylosaurier, der späteren Ichthyosaurier, der Rhynchocephalen und der Squamaten bloß ein späteres Entwicklungsstadium jenes dolchförmigen Episternums darstellt, wie es bei den primitiven Cotylosauriern, dann bei den Dinocephaliern, ferner den Theriodontiern, ferner Mesosaurus, dann auch Mystriosuchus und endlich bei den Pelycosauriern vorkommt. Die Scapula ist bei Mystriosuchus lang, sie ist daher sowohl mit der Scapula der Rhynchocephalen als auch einigermaßen mit der Scapula der Pelycosaurier vergleichbar; das undurchbohrte Coracoid, das nicht fenestriert ist, steht einigermaßen isoliert. Es erinnert bloß an solche Formen, die wir noch zu besprechen haben werden (Dinosaurier).

Im Becken überragt am Ilium der postacetabulare Teil den praeacetabularen bedeutend und zwar namentlich bei Rutiodon und bei Phytosaurus. Entschließt man sich nun, diesen zweiten Teil als Neuerwerbung anzusehen, dann geht recht leicht das Ilium auf ein Varanosaurus-Modell zurück, denn eine ganz ähnliche Tendenz, das Ilium zu verbreitern, fand sich ja auch schon unter den Pelycosauriern in der Reihe Theropleura-Varanops-Clepsydrops-Dimetrodon. Was die Öffnung zwischen Ischia und Pubes betrifft, so zeigt sie den Typus der Pelycosaurier mit in der Pubis persistierendem Foramen obturatorium. Vielleicht kann auch in der Schweifung, welche die Mystriosuchus-Pubis charakterisiert, ein Anklang an die Differenzierung in zwei Pubesregionen gefunden werden, welche Williston bei Varanosaurus auffiel. Um von der Pubis von Varanosaurus zur Mystriosuchus-Pubis zu gelangen, müßte deren Schweifung stärker akzentuiert werden (vgl. Tab. V, Fig. 10, Becken von Rutiodon).

An den Extremitäten von Mystriosuchus (vgl. Tab. IV, Fig. 10, Rutiodon) ist der wenig verbreitete und relativ wenig gedrehte Humerus zu erwähnen, der weder ein Foramen ectepicondyloideum noch ein Foramen ectepicondyloideum zeigt, denn es ist nur eine Incisura entepicondyloidea vorhanden, dann ist das Femur zu er-

wähnen, dessen Bau durch die tiefe Lage des Trochanter von dem Femur aller bisher beschriebenen Formen stark abweicht. Es handelt sich, wie man sieht, bei dem Femur von Mystriosuchus um einen ganz neuen Typus. Humerus und Femur zeigen beide, daß bei ihnen vorwiegend die Druckfestigkeit in Anspruch genommen wurde. Da Mystriosuchus die Gestalt und Lebensweise eines Krokodiles hatte, nimmt es natürlich nicht wunder, wenn ein krokodilartiger Panzer auftritt. Dieser Panzer bewirkt eine starke Abflachung des Schädeldaches, wogegen das übrige Skelett von ihm doch relativ wenig beeinflußt wird. Immerhin ist eine Verbreitung der Neurapophysen der Rückenwirbel konstatierbar. Der Panzer besteht aus mehreren Parallelreihen von gegen die Medianlinie des Rückens größer werdenden Platten. Bei Rutiodon, wo im ganzen noch 8 Plattenreihen existieren, sind die Platten noch rund, bei Mystriosuchus sind die mittleren schon transverale Schienen, die dorsal einen starken Knoten tragen. Auch hier ist also der polygonale Panzertypus der ältere. Bei Desmatosuchus, einer Form, die noch genauer besprochen werden soll, zeigen sich in der Schulterregion Stacheln.

Etwa wie ein kurzschnauziges Krokodil zu einer langschnauzigen Form verhalten sich die triadischen Formen Aëtosaurus, Stegomus und der eventuell hierher gehörende Dyoplax zu den Mystriosuchus. Unsere Kenntnis dieser kleinen Formen wurde durch Fraas[1]) begründet und namentlich durch Prof. von Huene[2]) erweitert. Der Aëtosaurusschädel zeigt noch terminal gelegene Nasenöffnungen und damit entfällt bei ihm auch die ganze Verschiebung der fazialen Knochen des Schädels. Die Lage des Quadratums mit seinem unten kaudalwärts gerichteten Ende ist bei Mystriosuchus und Aëtosaurus die gleiche, infolge der größeren Entwicklung der Quadratojugale ist aber die Längsachse der seitlichen Schäfenöffnung selbst bei Mystriosuchus entschieden vorwärts gerichtet, wogegen sie bei Aëtosaurus einen ausgesprochenen Hacken bildet, dessen stumpfe Spitze gegen vorne schaut. Dieser Hacken wird, dies ist bei dem noch zu besprechenden Ornithosuchus gut erkennbar, durch die Krümmung

---

[1]) Fraas, Dyoplax arenaceus, ein neuer Keupersaurier. Jahreshefte Verein f. vaterl. Naturkunde. Stuttgart 1877.

[2]) Huene, Beiträge zur Geschichte der Archosaurier. Geol. u. Palaeont. Abhandl. Jena 1914. — Ders., Osteologie von Aetosaurus ferratus. Acta Zoologica. Stockholm 1920.

des Quadratums bedingt, das zuerst abwärts und vorwärts, dann aber gegen unten und gegen rückwärts zieht. Die Knickung in dem Quadratum ist ein Schwächepunkt in der Konstruktion des Schädels, denn er ist nicht geeignet, um den bei der Kontraktion der Kiefermuskeln von der unteren Artikulationsfläche des Quadratums ausgehenden Druck auf den übrigen Schädel zu übertragen. So ist die Eliminierung dieser Knickung ein Problem, das irgendwie gelöst werden mußte. Die Lösung erfolgte bei den verschiedenen Nachkommen der Ornithosuchier auf verschiedene Weise. Bald schob sich das distale Ende des Quadratums vorwärts, bald gegen rückwärts und es wiederholte sich mithin hier ein recht analoger Vorgang, wie er bei den Cotylosauriern eintrat. Da Panzer, Scapula, Episternum, Becken und auch Extremitäten von Aëtosaurus im wesentlichen an Mystriosuchus erinnern, schließt sich ersterer gut an den zweiten an. Der Panzer ist bei Aëtosaurus und Stegomus viel besser geschlossen als bei Mystriosuchus, dem kommt aber kein großer systematischer Wert zu, denn die langschnauzigen Formen sind eben in der Regel bei Sumpftieren die besseren Schwimmer (Gavialis-Krokodil).

Noch weniger als bei Rutiodon ist der Panzer bei einer anderen Gruppe aëtosaurierartiger Tiere entwickelt, die sich um Ornithosuchus gruppieren. Diese Gruppe umfaßt Euparkeria[1]), Ornithosuchus[2]), Pedeticosaurus[3]) und Saltoposuchus[4]). Es sind dies triadische Formen Südafrikas und Europas. Auffallend ist bei diesen Formen der gleiche Bau des Schädels, dann die sehr große lakrymale Öffnung und die hackenförmige Form der unteren temporalen Öffnung.

Der Schultergürtel von Ornithosuchus zeigt keine wesentlichen Unterschiede von jenem Mystriosuchus, im Becken fällt jedoch auf, daß der Mittelpunkt des Iliums, der namentlich bei Rutiodon hinter und über dem Acetabulum liegt, sich hier kranialwärts verschob

---

[1]) Broom, On the South African Pseudosuchian Euparkeria. Proc. Zool. Soc. Lordon 1913.

[2]) Newton, Reptiles from the Elgin Sandstone. Phil. Trans. Roy. Soc. London 1894. — Boulenger, On reptilian remains from Elgin. Phil. Trans. Roy. Soc. London 1903. — Huene, Beiträge zur Geschichte der Archosaurier. Geol. u. Palaeont. Abhandl. Jena 1914.

[3]) Hoepen, A new Pseudosuchian from the Oranje Free State. Annals Transval Musenm 1915.

[4]) Huene, Neue Pseudosnchier und Coelurosaurier aus dem Württembergischen Kenper. Acta Zoologica. Stockholm 1921.

und ferner ist hier zumal bei Ornithosuchus und Saltoposuchus die Pubis auffallend lang. Auch das Ischium ist etwas länger als bei Mystriosuchus, aber nicht in so großem Maße. Vergleicht man so ein gedehntes Becken von Ornithosuchus mit dem von Varanosaurus, so sind fast nur Differenzen bemerkbar, denn die einzigen beiden Formen gemeinsamen Züge sind fast nur die, daß das Acetabulum keinen Durchbruch zeigt, und daß der Grundplan mit dem Foramen cordiforme beiden Gruppen zukommt. Sehr interessant ist, daß bei einigen Thecodontiern die Pubis noch so wie bei Howesia gegen vorn schaut, wogegen sie sich bei andern (Euparkeria, Browniella[1]) distal bedeutend abwärts wendet. Infolge ihrer viel schlankeren Pubis kann man die Ornithosuchinae von den primitiveren Euparkerinae trennen. Natürlich sind Extremitäten bei den eine lange schlanke Pubis zeigenden und fast unbepanzerten Ornithosuchiern viel schlanker als bei Mystriosuchus, doch sind sie bei den Formen mit kürzerer Pubis dicker. Der Humerus und das Femur der schwerer gebauten Euparkeria schließt sich dem gleichen Knochen bei Aëtosaurus an. (Wegen des Fußes von Euparkeria vergl. Tab. VI, Fig. 4.)

Durch das Auftreten von zwei bezahnten Zonen auf der Oberfläche eines jeden Pterygoids, einer weiteren Zahnreihe am rückwärtigen Rande dieses Knochens und Zähnen am Vomer, was alles einigermaßen an die Bezahnung der Cotylosaurier, der Pelycosaurier und der primitiven Rhynchocephalier (Howesia und Champsosaurus) erinnert, steht Proterosuchus[2]) den Rhynchocephalen nahe, doch bringt ihn gleichzeitig auch der große praeorbitale Durchbruch in die Nähe der Ornithosuchier, denen so eine Bezahnung schon fehlt. Heleosaurus[3]) ist, wie mir scheint, mit dieser Form nahe verwandt.

Sehr wichtig ist, daß von Broom Reste eines Tieres beschrieben wurden, dessen Fußwurzel durch zwei große proximale Elemente und dessen Schädel durch das Auftreten eines Tabulare, eines Foramen pineale und eines Interparietale noch an die Pelycosaurier gemahnt, das aber keine Praeorbitalöffnung hingegen zwei Schläfen-

[1]) Broom, On the South African Pseudosuchian Euparkeria. Proc. Zool. Soc. London 1913.

[2]) Ders., On a new Reptile Proterosuchus Fergussi. Annals S. African Museum 1903.

[3]) Ders., On some new fossil Reptiles from the Karroo beds of Victoria West. Trans. S. Afric. Philos. Soc. 1907.

bogen aufweist. Diese Form nannte er Youngina[1]). Sie füllt die Lücke, die zwischen Pelycosauriern und Ornithosuchiern klafft, einigermaßen aus.

Bei der Ähnlichkeit, die sich in manchem zwischen den Pelycosauriern und Thecodontiern zeigt (dieser Namen soll vorläufig alle Formen von Mystriosuchus bis Youngina umfassen), kann es natürlich nicht befremden, wenn sich bei einigen derselben auch die latente Homoplasie wieder äußert. Woodward[2]), Huene[3]), Case[4]) und Mehl[5]) haben unter dem Namen Scaphonyx, Erythrosuchus, Acompsosaurus und Desmatosuchus je eine solche Form beschrieben. Die beiden Schläfenöffnungen haben bei Erythrosuchus dieselbe Lage wie bei Mystriosuchus, bei Desmatosuchus ist aber die obere verschlossen, und dadurch wird dieser Schädel namentlich wegen der Breite der Parietalregion und wegen des einspringenden Winkels in der Medianlinie dem der Pelycosaurier ähnlich. An Mystrosuchus erinnern Quadratum und Quadratojugale, desgleichen der Gaumen, der faziale Schädelteil läßt sich aber besser mit dem der kurzschnauzigen Thecodontiern vergleichen. Die Occipitalansicht ist bei Desmatosuchus und Erythrosuchus infolge des Verschlusses der zwischen Paroccipitale, Parietale und Squamosum befindlichen Lücke von jener von Mystriosuchus oder etwa Angistorhinus verschieden, in der Gegend des Quadratums und des Basioccipitales ist sie aber ihnen ähnlich. Auch das Becken ist im ganzen recht belodonartig gebaut, die Scapula teilweise gleichfalls, und auch die Ulna läßt sich einigermaßen mit der Ulna der bisher kurz besprochenen Thecodontier vergleichen.

Pelycosaurierartige Züge im Baue von Erythosuchus sind die Persistenz von Interzentren, die den Thecodontiern fehlen, dann die abwärts gebogene Form der Diapophysen der Halswirbel, die sich auch bei den Dinocephaliern findet, und außerdem erinnert der sehr plumpe Humerus (Tab. IV, Fig. 8), was die Ausbildung der Muskelleisten betrifft, völlig an den gleichen Knochen der Pelyco-

---

[1]) Broom, A new Thecodont Reptile. Proc. Zoolog. Soc. London 1914.

[2]) Woodward, On some fossil reptilian bones from the state of Rio Grande do Sul. Commisao de estudos das Minas de carvao de Pedra do Brazil. Rio de Janeiro 1908 (Scaphonyx).

[3]) Hnene, Über Erythrosuchus. Geolog. n. Palaeontolog. Abhandl. Jena 1911.

[4]) Case, Preliminary description of a new Snborder of Phytosanrian Reptiles. Journal of Geology. 1920 (Desmatosuchus).

[5]) Mehl-Schwatz, The triassic fossil bearing horizons near Wingate; Quart. Bullet. University, Oklahoma 1916 (Acompsosaurus).

saurier. Er weicht von dem der Thecodontier stark ab. Das Ilium von Acompsosaurus und von Erythrosuchus könnte sowohl einem spezialisierten Pelycosaurier als auch einem Verwandten von Mystriosuchus angehören. Der namentlich am Ilium hohe periacetabulare Wall erinnert fast mehr an die Pelycosaurier als an die Mystriosuchier und die Kürze der unteren Beckenknochen erinnert gleichfalls an diese Tiere (Tab. V, Fig. 11). Auch das Femur erinnert bei Erythrosuchus viel eher an den gleichen Knochen der Pelycosauriern als an den der Thecodontiern (Tab. IV, Fig. 8). — Offenbar geht diese Serie von Parallelismen, da wir auch sonst bei den Thecodontiern Pelycosaurieranklänge fanden, auf latente Homoplasie zurück und zwar ist es wieder die größere und schwerere Gruppe, bei der sich die latente Homoplasie äußert. Die leichte Gruppe der Thecodontier, also hier die mit Ornithosuchus verwandte, weicht von den Pelycosauriern stärker ab und betritt neue Bahnen. Auch bei den Cotylosauriern ist es die leichtere Gruppe (Procolophon), die neue Züge aufweist, während Pareiasuchus diadectid gebaut bleibt, allerdings ein Diadectes wird, der sich selbst übertrifft. Bei den Pelycosauriern tritt die doppelte Durchbohrung des Schläfendaches, die sich für die Phylogenie der Reptilien so fruchtbar erweisen sollte, auch bei den leichten Formen auf (Ophiacodon), die schweren Formen (wie Dimetrodon) klammern sich aber, was die Schädelhöhle betrifft, starr an die Evolutionsrichtung der Theromorphen.

Im Gegensatz zu den Desmatosuchus, Acompsosaurus und Erythrosuchus umfassenden schweren Pelycosimiern tritt in Scleromochlus[1]) eine Form auf, die offenbar auch zu den Thecodontiern gehört, aber eventuell arborikol war. Diese Form steht vorläufig isoliert und hier muß daher der Hinweis genügen, daß bei diesem kleinen flinken Tiere die Extremitäten besonders schlank, die gleich langen, Metatarsalia abnorm verlängert und aneinander gepreßt und die Tarsalknochen von einem Baue waren, der auf vierfüßiges Springen hinweist. Die Scapulae waren sehr schwach und standen nicht wie bei den übrigen bisher beschriebenen Formen mehr oder weniger schräge zur Wirbelsäule, sondern lagen ihr fast parallel, was es Scleromochlus offenbar ermöglichte, die Arme sehr leicht

---

[1]) Huene, Beiträge zur Geschichte der Archosaurier. Geolog. und Palaeont. Abhandl. Jena 1914. — Woodward, A new Dinosaurian reptile Scleromochlus. Quart. Journ. Geol. Soc. London 1907.

vor den Kopf zu bringen. Dies ist also als Anpassung in den Gebrauch der Arme als Greiforgane zu deuten, und so etwas kann sich nur entweder bei bipeden oder arborikolen Formen finden.

So eine Lageveränderung der Scapula konnte natürlich wieder auf die Claviculae und das Episternum nicht ohne Einfluß bleiben und möglicherweise ist dies die Ursache gewesen, weshalb diese verschwanden. Bei allen aus den Thecodontiern hervorgegangenen Reptilien, also Saurischiern, Orthopoden, Crocodiliern und Pterosauriern, sucht man Claviclen ganz vergebens, und sogar das Episternum ist meistens verschwunden. Wo es doch noch vorkommt (Crocodilier), springt es weit vor, als ob es seinerzeit kranialwärts gezerrt worden wäre. Da auch die Fingermodifikation der Pseudosuchier, wie Steiner[1]) zeigte, darauf hinweist, daß die Hand aller dieser Tiere zum Greifen verwendet wurde, anderseits sich bei arborikolen Säugetieren eine Schwächung der Verbindung des Schultergürtels und des Rumpfes nie nachweisen läßt (vergl. den erdbewohnenden Hystrix und den arborikolen Erethizon[2]), so kann die Entwicklung der Hand bei gleichzeitiger Lockerung des Rumpfschulterverbandes nicht durch eine arborikole Lebensweise, sondern nur durch katzenartige Benützung der Hand als Greiforgan erfolgt sein.

Für die Systematik der Thecodontier ergibt sich so eine Gruppe, die keine Praeorbitalöffnung hingegen ein Tabulare zeigt, diese umfaßt Youngina, dann eine zweite schwachgepanzerte Gruppe mit Euparkeria, Ornithosuchus und Scleromochlus als Typen dreier Familien, dann gibt es eine dritte Gruppe, die in krokodilinen Formen kulminiert, hier sind wieder Aëtosaurus und Mystriosuchus Typen von Familien und endlich tritt eine vierte gut ausgeprägte Gruppe größerer Tiere hervor, die wieder zwei Familien umfaßt, Desmatosuchidae und Erythrosuchidae. Die erste der Unterordnungen muß natürlich Eosuchia, die zweite Pseudosuchia heißen, die dritte heißt Parasuchia und die vierte Pelycosimia.

Im Anschluß an all diese Formen ist nun noch ein Tier zu besprechen, dessen Geschichte zwar sehr alt ist, dessen systematische Stellung aber recht schwankt, diese Form ist der permische Protorosaurus. Betrachtet man als Typen des Genus Protoro-

[1]) Steiner, Die ontogenetische und phylogenetische Entwicklung des Vogelflügelskelettes. Acta Zoologica. Stockholm 1922.

[2]) Weber, Die Säugetiere. Jena 1904. S. 505.

saurus die Skelette des Royal College of Surgeons, des Wiener naturhistorischen Museums, dann Münsters erstes Exemplar und endlich das Exemplar von Link, die alle gleich großen Tieren gehören[1]), dann sieht man auf den ersten Blick, daß hier eine Form vorliegt, die einen auffallend langen Hals hat, dessen Wirbel opistocoel sind. Die Halsrippen sind gerade, und zeigen namentlich am Exemplare Münsters einen vor den Kopf vorragenden Tuber und eine ahlförmige rückwärtige Spitze, was allen Pelycosauriern und den Thecodontiern fehlt, ferner auch bei Squamaten nicht vorkommt, sich aber bei Coelurosauriern so z. B. Compsognathus findet. Die Schwanzwirbelsäule ist deshalb wichtig, da sich die Dornfortsätze gabeln, was auf die Existenz ehemaliger Intervertebralspalten weist. Die Scapula war, dies ist am Wiener Exemplar gut zu erkennen, eine lange, eher schmale Platte, das Becken setzte sich ventral aus größeren Platten zusammen, zwischen denen höchst wahrscheinlich eine mediane Öffnung auftrat. Die schmalen Parietalia, die langen Frontalia und die Lage der oberen Durchbrüche bewirkten, daß der Schädel von oben stark an Ornithosuchus gemahnte, wogegen bei allen Pelycosaurien, da eine obere Schläfengrube fehlt, das Parietale breit ist. Leider steht nicht fest, ob die Zähne thecodont waren, aus Seeleys Beschreibung ist es auch nicht genügend klar. Vomer, Pterygoid und Palatinum trugen alle kleine Zähne. Die Struktur aller Knochen ist dünn, was einerseits bei Araeoscelis, anderseits bei den Saurischiern vorkommt. An der hinteren Extremität, die sich von jener der schlanken Thecodontier nicht wesentlich unterscheidet, ist eine obere Verdickung der Tibia zu erwähnen. An Protorosaurus schließt sich, wie Thevenin zeigte[2]), Aphelosaurus an.

Wie man aus diesen Angaben ersieht, paßt Protorosaurus im allgemeinen nur schlecht in die Gruppe der Thecodontier, da er aber fast isoliert steht, stellt man ihn am besten hierher, wegen des langen Halses freilich als ganz aparte Form. Thecodontia und Rhynchocephalen lassen sich sehr gut zu einer Oberordnung Diaptosauria vereinen.

---

[1]) Alle Exemplare abgebildet in: Meyer, Fauna der Vorwelt, Saurier aus dem Kupferschiefer und aus dem Zechstein. Frankfurt a. M. 1856. — Seeley, Researches on Structure and Organisation of fossil Reptiles. Part. I, On Protorosaurus. Phil. Trans. Roy. Soc. London 1887.

[2]) Thevenin, Les plus anciens Quadrupèdes de la France. Annales de Palaeontologie. Paris 1910.

20. Tyrannosaurus

Tyrannosaurus[1]), der gut als der Vertreter mehrerer karnivoren schweren Formen, wie Ceratosaurus, Antrodemus[2]), Gorgosaurus[3]), Megalosaurus[4]) Streptospondylus[5]) und Teratosaurus[6]) gelten kann, unterscheidet sich von den Ornithosuchiern durch den die ungeheuren Zähne aufweisenden Schädel, dann dadurch, daß zwei praeorbitale Durchbrüche existieren, dann dadurch, daß an jener Stelle, wo das am Quadratum weit hinaufreichende Quadratojugale an das Squamosum anstößt, beide Knochen verdickt sind und so die vertikal stehende untere Schläfenöffnung in zwei Hälften geteilt wird. Dieser transversale Balken kann als Verfestigung der durch das Quadratum gebildeten, auf Druck eingestellten Säule gelten (Tab. III, Fig. 3). Am Hinterhaupte fällt die riesige Entwicklung aller Knochen auf Kosten der verschiedenen Öffnungen auf.

Der Odontoidfortsatz wird basal und z. T. lateral von den Elementen des Atlasringes umschlossen. Der Hals ist bei allen diesen Formen im Verhältnisse zu den Thecodontiern lang, aber bei Tyrannosaurus doch kürzer als bei den weniger spezialisierten Formen, die Rippen sind alle zweiköpfig, im Schultergürtel fehlen Claviculae und Episternum, es ist also nur eine sehr lange und schlanke Scapula vorhanden und ein rundes Coracoid, und die Verknöcherung des Sternums ist fast Null, Bauchrippen sind vorhanden. Die Scapula liegt wie bei Scleromochlus parallel der Wirbelsäule, bei den weniger spezialisierten Verwandten von Tyrannosaurus ist sie größer als bei diesem.

Das Becken unterscheidet sich von jenem der höher spezialisierten Thecodontier in erster Linie durch einen Acetabulardurchbruch, dann dadurch, daß der praeacetabulare Iliumteil noch größer ist

---

[1]) Osborn, Skeletal Adaptations of Ornitholestes, Struthiomimus, Tyrannosaurus. Bull. Amer. Mus Nat. hist. New York 1917. — Ders., Crania of Tyrannosanrus and Allosaurus. Mem. Amer. Mus. Nat. hist. New York 1912.

[2]) Gilmore, Osteology of the carnivorous Dinosauria in the U. S. National Musenm. U. S. Nation. Museum Bullet. 110. Washington 1920. (Antrodemus und Ceratosaurus.)

[3]) Lambe, The cretaceous Theropodous Dinosaur Gorgosaurus. Geolog. Snrv. of Canad. Memoir. No. 100. Ottawa 1917.

[4]) Eine Neubeschreibung von Megalosaurus ist ein Desideratum, es muß daher auf die veralteten Arbeiten Owens gewiesen werden.

[5]) Nopsca, Zur Kenntnis des Genus Streptospondylus. Beitr. z. Palaeontolog. Österr.-Ungarns. Wien 1906 (hier einige von Huene richtig gestellte Irrtümer).

[6]) Huene, Zur Kenntnis einiger Saurischier der schwäbischen Trias. Neucs Jahrb. f. Min. Geolog. u. Palaeontologie. Stuttgart 1915.

als bei den Thecodontiern, und den postacetabularen an Größe stark übertrifft. Außerdem nimmt die bei den Thecodontiern noch plattenartige Pubis in der Mitte stabförmige Gestalt an und endet in einem Hammer. Das Foramen obturatorium verfließt bei Tyrannosaurus mit dem großen Foramen cordiforme, die Ischia, die sogar bei Ornithosuchus noch immer Platten, wenn auch schmale, waren, sind bei Tyrannosaurus medial und distal Stäbe, nur proximal sind noch jene Teile, die sich bei den Thecodontiern windschief krümmen, auch weiterhin als Platten entwickelt. Wie man sieht, erfolgt bei den Reptilien die Umgestaltung von plattenförmigen Knochen zu Stäben und das Auftreten von Durchbrüchen nicht nur im Schädel, sondern auch im Becken.

Die Vorderextremität ist bei Tyrannosaurus auffallend reduziert, in der Hand gibt es nur zwei Finger, die ganze Vorderextremität ist viel kleiner als die vordere Hälfte des Kiefers. Bei den weniger spezialisierten Verwandten von Tyrannosaurus ist die Vorderextremität etwas größer. Die Hinterextremität, die bei Tyrannosaurus ausschließlich zum Gehen benutzt wurde, ist groß, stark und vogelartig gebaut und hat drei funktionierende Zehen, nämlich II, III und IV. Die Phalangenzahl dieser drei Zehen ist dieselbe wie bei denselben Zehen der Pelycosaurier und Squamaten, nämlich 3, 4, 5, es ist jedoch nicht wie bei den Pelycosauriern die vierte Zehe die längste, noch sind wie bei Thecodontiern alle Zehen fast gleich lang, sondern es ist in diesem Falle die dritte Zehe die längste. Während, wie schon früher erörtert wurde, die Verlängerung der vierten Zehe bei schräge auswärts gerichtetem Fuße der Neutralisierung eines lateralen Druckes dient, zeigt der Fuß des Tyrannosaurus jene Modifikation, die bei vorwärts gerichteten Zehen beim Vorwärtsschieben des Körpers die Schub- und Hebelwirkung des übrigen Fußes fördert. Da sich so eine Hebelwirkung nur dann gut äußert, wenn das metatarsal-phalangal und das metatarsal-tibial Gelenk nicht elastisch ist, also nicht jene Durchbeugung eintritt, die man bei Krokodilen antrifft, so ergibt sich daraus die Folge, daß durch diese Aufgabe namentlich das besonders weiche Tarsalgelenk modifiziert werden mußte. Statt einer breiten Zone kleiner Knochen verbinden sich im Tarsus von Tyrannosaurus der Astragalus und Calcaneus mit dem Unterschenkel und die distalen Tarsalelemente werden flach und legen sich flach auf die Metartasalia auf. Auf der halben Höhe des Femur befindet sich der sogenannte Trochanter quartus, der in primitiver Entwicklung schon bei den Thecodontiern auftritt.

Bei andern mit Tyrannosaurus verwandten Formen erkennt man, daß die Reduktion des Hirnraumes auf eine Röhre, die Kürzung des stets vertikalen Quadratums, die transversale Trennung der seitlichen Schläfenöffnung, das Massigwerden der Schädelknochen, die Verkleinerung der verschiedenen Durchbrüche, die so auffallende Reduktion der Vorderextremität, die Entwicklung des Pubishammers, die Obliterierung des Foramen obturatorium und die starke Reduktion der Anzahl der Zehen zwar nicht allen schweren karnivoren Dinosauriern in gleichem Maße zukommt, daß aber die Evolution der ganzen Gruppe in dieser Richtung abläuft. Bei allen diesen Tieren sind die Knochen, obgleich sie zentrale Markräume haben, kräftig und massiv gebaut.

Eine kretazische Form Spinosaurus[1]) zeichnet sich durch besondere Länge der Neurapophysen der Rückenwirbel aus (Tab. V, Fig. 13), ein Ansatz dazu läßt sich aber auch an einem Megalosaurus aus dem Wealden konstatieren.

Dieser fleischfressenden, von der Trias bis in die Kreide reichenden, massigen Gruppe, die im Laufe ihrer Evolution auch eine Verkürzung des Kiefers aufweist, steht die schon in der Trias stark differenzierte Gruppe der Coelurosaurier gegenüber, die bei allgemein gleichem Baue sehr leichte, dünne und pneumatische Knochen hat und numerisch in der Kreidezeit zurückgeht. Bei den Coelurosauriern (Procompsognathus[2]), Saltopus[3]), Compsognathus[4]), Ornitholestes[5]) und Ornithomimus[6])) ist die Bezahnung schwächer als bei den Megalosauriern, die Zähne sind zum Teil stumpfer, ihr Querschnitt runder und ihre relative Größe entspricht etwa jener der carnivor-oophagen Varaniden. Bei einer in diese Gruppe gehörenden spätkretazischen oophagen Form (Struthiomimus[7])) ist der Kiefer überhaupt zahnlos. Eine zweite Praeorbitalöffnung ist bei dieser Gruppe stets nur schwach angedeutet.

[1]) Stromer, Wirbeltierreste der Baharije-Stufe. II. Teil. Abhandl. bayer. Akad. d. Wiss. München 1915.

[2]) Huene, Neue Pseudosuchier und Coelurosaurier aus dem württembergischen Keuper. Acta Zoologica. Stockholm 1921.

[3]) Ders., Ein primitiver Dinosaurier aus der mittleren Trias von Elpin. Geolog. u. Palaeontolog. Abhandl. Jena 1910.

[4]) Ders., Der vermutliche Hauptpanzer des Compsognathus. Neues Jahrb. f. Min. Geol. u. Palaeontologie. Stuttgart 1901 (daselbst Photographie des Stückes).

[5]) Osborn, Skeletal Adaptations of Ornitholestes, Struthiomimus and Tyrannosaurus. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New York 1917.

[6]) Gilmore, Osteology of Carniv. Dinosaurs. Loc. cit. 1920.

[7]) Osborn, Skeletal Adaptations etc. Loc. cit. 1917. — Nopcsa, On the probable habits of Struthiomimus. Ann. Mag. Nat. Hist. London 1922.

Der Schädel ist stets grazil gebaut und erinnert durch die Knickung des Suspensoriums, namentlich bei den triadischen Formen (Procompsognathus), stark an den Schädel der Pseudosuchier. Eine Kieferverkürzung tritt nie auf. Der Hals der Repräsentanten dieser Gruppe ist noch schlanker als bei denen der vorigen, die Schwanzwirbel sind häufig abnorm verlängert (Podokeosaurus[1]), Ornitholestes, Ornithomimus, Tanystropheus[2])), alle Wirbel sind pneumatisch. Die Vorderextremität ist bei den triadischen Formen relativ kurz (Procompsognathus), bei den jurassischen schon länger (Ornitholestes) und bei den oberkretazischen zwar auffallend schlank, aber lang (Struthiomimus). Bei letzterem wird die Vorderextremität gleichzeitig trotz der Reduktion der Fingerzahl, zu einem guten Greiforgan modifiziert. In der Hinterextremität (vergl. Tab. VI, Fig. 6, Compsognathus) erfolgen ungefähr dieselben Modifikationen, wie bei der schwergebauten Gruppe, Struthiomimus hat aber einen Scharrfuß.

Bei einer offenbar in diese Gruppe der Reptilien gehörenden triadischen Form (Hallopus[3])), zeigt der Calcaneus einen großen Tuber, der an den Tuber mancher Thecodontier (Saltoposuchus) erinnert (Tab. VI, Fig. 12a). Die saltatorische Spezialisation der Hallopodinae schließt eine Umwandlung in schreitende Formen aus. Da von verschiedenen, mit diesen Tieren verwandten Dinosauriern nur Fragmente bekannt sind (Coelurus[4]), Coelophysis[5]) u. a.), ist deren Gliederung keine leichte, doch scheint es sich um ein Phylum zu handeln, das in Hallopodinae (Hallopus, Saltopus) und Compsognathinae zerfällt. Ob die Coelurinae eine dritte Unterfamilie bilden, müssen weitere Funde zeigen.

Sowohl bei den schwergebauten als auch bei den leichtgebauten karnivoren Saurischiern rotiert der im Laufe der Evolution am Metatarsus emporrückende Hallux allmählich gegen hinten.

Näher mit den Coelurosauriern als den Megalosauriern verwandt sind jene triadischen Formen, die sich um Plataeosaurus[6]) stellen

---

[1]) Huene, Beiträge zur Geschichte der Archosaurier. Geolog. u. Palaeont. Abhandl. Jena 1914.

[2]) Broili, Beobachtungen an Tanystropheus. Neues Jahrb. f. Min. Geol. und Palaeont. Stuttgart 1915.

[3]) Huene-Lull, On the Triassic Reptile Hallopus. Amer. Journ. of Science. 1908.

[4]) Es sind nur sehr dürftige Reste bekannt.

[5]) Huene, On Reptiles of the New Mexican Trias in the Cope Collection. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New York 1915.

[6]) Jaekel, Über die Wirbeltierfunde in der oberen Trias von Halberstadt. Palaeontolog. Zeitschrift. Berlin 1914. — Huene, Die Dinosaurier der europäischen Triasformation. Geolog. u. Palaeontolog. Abhandl. Supplement Band I. Jena 1907 bis 1908.

lassen (Thecodontosaurus[1]), Anchisaurus[2]), Sellosaurus[3])). Jaekel hat betont, daß diese Gruppe durch den Zahnbau als allophag erkennbar ist. Bei dem am leichtesten gebauten Vertreter dieser Gruppe (Thecodontosaurus) schaut der große und runde Hinterhauptcondylus viel stärker abwärts, als bei allen andern Formen, auch gibt es hier noch keine Tubera basioccipitalia. Diese Gruppe hat nur eine praeorbitale Öffnung, die seitliche Schläfenöffnung zeigt etwas von jenem hackenartigen Umriß, der die Thecodontier charakterisiert, ihre Längsachse steht aber doch wie bei den beiden andern Gruppen vertikal. Der Odontoidfortsatz wird lateral nur wenig von den Elementen des Atlasringes umfaßt. An den Wirbeln ist eine eigentümliche Lamellenbildung bemerkbar. Der Schultergürtel unterscheidet sich nicht wesentlich von Megalosaurus, also von jenen Verwandten von Tyrannosaurus, wo er noch nicht übermäßig reduziert ist. Ischia und Pubes sind lange schmale Platten. Die Zahl der Phalangen der Hand und des Fußes ist wenig reduziert, das Tarsalgelenk ist viel weniger spezialisiert als bei den bisher besprochenen Formen und die Größe der Vorderextremität weist des weiteren darauf hin, daß diese Tiere nicht ausschließlich zweibeinig zu gehen pflegten. Huene zufolge, der diese Formen studierte, sind sie als Ahnen der Sauropoden zu betrachten.

21. Diplodocus

Diplodocus[4]) und seine besser bekannten Verwandten, Camarasaurus[5]), Apatosaurus[6]), Brachiosaurus[7]) usw. sind vierbeinige Formen mit unten gegen vorwärts gerichteter seitlicher Schläfen-

[1]) Huene, Nachträge zu meinen früheren Beschreibungen triassischer Saurischia. Geolog. u. Palaeontolog. Abhandl. Jena 1914.

[2]) Lull, Triassic Life in Connecticut valley. State Geolog. and Natural history survey Bulletin 27. Hartford 1915.

[3]) Huene, Beiträge zur Kenntnis einiger Saurischier. Neues Jahrb. f. Min. Geol. u. Palaeont. Stuttgart. 1915.

[4]) Hatcher, Diplodocus Marsh, its osteology etc. Memoirs Carnegie Museum. Vol. I. — Holland, The osteology of Diplodocus. Memoirs Carnegie Museum. Vol. II.

[5]) Osborn-Mook, Camarasaurus, Amphicoelias and other Sauropoda. Mem. Amer. Mus. Nat. hist. New York 1921.

[6]) Riggs, Structure and Relationship of Opistocoelian Dinosaurs. I Apatosaurus Field Columbian Museum Publ. 82. Chicago 1903.

[7]) Ders., Structure etc. II. The Brachiosauridae. Field Columb. Mus. Publ. 94. Chicago 1904. — Janensch, Übersicht über die Wirbeltierfauna der Tendaguruschichten. Archiv für Biontologie. Berlin 1914.

öffnung, kleinem praelacrymalem Durchbruche, entschieden nicht auf karnivore Lebensart weisendem Gebisse und Skelettmodifikationen, die auf eine gewaltige Funktionsstörung der Hypophysendrüse weisen (Verknorpelung der Extremitäten und riesenhafter Wuchs)[1]. Der Schädel ist recht verschieden[2], zwei Schläfenöffnungen sind vorhanden, das Quadratum zieht etwas gegen vorn und unten. Die Elemente des Atlasringes sind, einen oben offenen Ring bildend, verschmolzen und umfassen das Odontoid völlig. Bei den spezialisierten Formen dieser Gruppe (Dicraeosaurus[3], Diplodocus) sind die Neurapophysen der Hals- und Rückenwirbel tief gegabelt, bei den primitiveren Formen beschränkt sich die Gabelung bloß auf die Halswirbel (Amphicoelias[4], Apatosaurus), oder sie fehlt überhaupt (Haplocanthosaurus[5], Elosaurus[6])?). Eggeling[7] hat nachgewiesen, daß so eine Gabelung der Neurapophysen die Dorsalflexion des Halses und die Rotation des aufgerichtet getragenen Kopfes erleichtert.

Der Schultergürtel, der bloß aus Scapula und Corarcoid besteht, erinnert bei den primitiven Formen (Cetiosaurus[8]) Haplocanthosaurus) noch erheblich an den von Melagosaurus, bei den spezialisierteren zeigt die Scapula oben am vorderen Rande einen vertikal über der Fossa glenoidalis gelegenen Auswuchs, der bei einigen Formen (Camarasaurus, Gigantosaurus, Morosaurus) noch relativ klein ist, bei anderen jedoch an Größe zunimmmt (Diplodocus, Brachiosaurus) und von dem eine starke Crista zur Fossa glenoidalis hinabzieht[9].

Die Entwicklung dieses Auswuchses hängt offenbar mit dem erneuertem stärkerem Gebrauche der Vorderextremitäten zusammen,

---

[1]) Nopcsa, Notizen über Dinosaurier. Teil 2. Centralbl. f. Min. Geolog. u. Palaeontolog. 1917.

[2]) Osborn, The Skeleton of Brontosaurus and the Skull of Mososaurus. Nature 1906.

[3]) Janensch, Übersicht über die Wirbeltierfauna usw. Loc. cit. Berlin 1914.

[4]) Osborn, Camarasaurus Amphicoelias and other Sauropods. Memoirs Amer. Museum Nat. hist. New York 1921.

[5]) Hatcher, Osteology of Haplocanthosaurus. Memoirs Carnegie Museum. Pittsburgh 1903.

[6]) Gilmore, Elosaurus parvus. Annals Carnegie Museum. 1902.

[7]) Eggeling, Die Gabelung der Halswirbeldornen und ihre Ursachen. Anatom. Anzeiger. 1922.

[8]) Woodward, Part of Skeleton of Cetiosaurus. Proc. Zoolog. Soc. London 1905.

[9]) Nopcsa, Zur Kenntnis des Genus Streptospondylus. Beiträge zur Palaeontolog. Österr. Ungarns. Wien 1906.

er kompensiert den senkrecht auf das Glenoidalgelenk wirkenden Druck, diese Kompensation ist nämlich wegen der von den bipeden Vorfahren ererbten schrägen Lage des Scapula-Schaftes nötig. Da dieser Auswuchs noch keinen Namen hat, nenne ich ihn Eminentia antiglenoidalis. Sternal-Verknöcherungen kommen bei den Sauropoden häufiger vor als bei den bipeden Saurischiern.

Während bei allen zweibeinigen Saurischiern Ventralrippen vorhanden sind, fehlen sie bei den Sauropoden. In diesem Punkte deckt sich also ihr Bau mit jenem der Pareiasaurier, aller Theriodontier, der Dicynodontidae und der Dimetrodontidae. Auch die hochbeinigen Ceratopsidae haben keine Ventralrippen, hier ist aber deren Fehlen durch andere Evolutionsvorgänge als durch die Hochbeinigkeit bedingt.

Im Becken läßt sich den Theropoden gegenüber keine besondere Veränderung bemerken, doch ist der rückwärtige Teil des Ilium stärker. Die Vorderextremität ist bei einigen Formen, wie bei den bipeden Saurischiern kürzer als die rückwärtige (Caramasaurus), bei anderen ist sie aber länger (Brachiosaurus). Der Trochanter quartus ist meist nur als Rauhigkeit vorhanden und der vogelartige Fußbau der Theropoden fehlt dieser Gruppe. Allerdings ist auch hier eine gewisse Zehenreduktion bemerkbar, doch hat sie andere Gründe und hängt mit dem Säulenbau des Fußes zusammen.

Da die Gabelung der Neurapophysen, die Entwicklung der an den Seiten der Wirbel befindlichen pleurocentralen Höhlen, ferner die Entwicklung der Eminentia antiglenoidalis und die Streckung der Vorderfüße nicht bei allen Arten gleichmäßig auftritt, wir vielmehr sowohl kurzarmige als auch langarmige Formen mit starker Eminentia antiglenoidalis kennen, dann sowohl bei den kurzarmigen als auch den langarmigen Formen solche mit stark entwickelten und solchen mit schwach entwickelten pleurocentralen Höhlen auftreten, so scheint es, als ob sich innerhalb der durch diese Tiere vertretenen Gruppe zwei Phyla nachweisen ließen, von denen das eine die Erhöhung des Kopfes durch eine Streckung des Halses die andere aber dasselbe Ziel durch eine Streckung der Vorderextremität erreicht hätte. Erstere kann Cetiosauridae, letztere Brachiosauridae genannt werden und für die derzeit noch nicht sicher klassifizierbaren Formen empfiehlt sich die Beibehaltung der Familie Morosauridae. Die in beiden Gruppen verschiedene Zahnspezialisation weist darauf hin, daß sich diese Tiere verschiedenartig nährten. Die meisten Reste von Sauropoden kennt man aus

dem oberen Jura und der unteren Kreide. In die obere Kreide scheint nur eine Form zu reichen (Titanosaurus), doch findet sich diese in Europa, Indien, Südamerika und Madagaskar. Trotz der recht verschiedenen äußeren Form zeigen die Sauropoden doch auch nahe verwandtschaftliche Beziehungen zu den zweibeinigen Saurischiern und deshalb kann man mit Abel übereinstimmend die Saurischia in vier Unterordnungen gruppieren: In die primitiven Pachypodosauria, die keine Fußmodifikation und auch keine Zehenreduktion zeigen, in die Coelurosauria, die von ähnlichen Formen wie die Pachypodosauria entstammend sich durch sehr pneumatische Knochen charakterisieren, als dritte Gruppe hat offenbar die vielleicht aus Coelurosauriern entstammende Unterordnung Megalosauria zu gelten, und die vierte Unterordnung sind die offenbar von den Pachypodosauriern stammenden Sauropoden. Alle diese vier Gruppen faßt man am besten unter dem Seeleyschen Namen Saurischia zusammen.

Unter den bisher erwähnten Reptilien gibt es vorläufig nur eins, daß sich in manchem den Saurischiern nähert. Dies ist Proterosaurus. Die Ähnlichkeit zeigt sich namentlich an dem langen Halse mit seinen schlanken Rippen und an den starken hinteren Extremitäten. Der Beckenbau ist zwar verschieden, aber doch nicht in dem Maße, daß man die Saurischier nicht von Proterosaurus nahestehenden Formen ableiten könnte, die zur zweibeinigen Gangart übergegangen wären.

22. **Triceratops** (Tab. III, Fig. 4)

Durch Marsch, Hatcher, Lull, Barnum Brown, Gilmore und Lambe wurde eine große Reihe von zum Teile gigantischen, ausschließlich auf Nordamerika beschränkten, vierfüßigen Reptilien (Ceratopsidae) beschrieben, die am Schädel einen zahnlosen Zwischenkiefer haben, der dazu noch einen überzähligen unpaaren Knochen trägt. Letzterer steht einem gleichen, unpaaren, zahnlosen — eine Dermalverknöcherung darstellenden Knochen des Unterkiefers (dem Os Praedentale) — gegenüber. Die Tiere haben ferner eine große Nackenkrause und auf der Stirne und der Nase Hörner. Sie finden sich nur in obercretacischen Schichten. Als Typus dieser Formen kann Triceratops gelten. Über den Aufbau der Nackenkrause liegen

Arbeiten von Gilmore[1]), Hay[2]), Huene[3]) und Pompeckj[4]) vor, hier genügt der Hinweis, daß an ihrer Bildung an der Basis des rückwärtigen Teiles das Parietale, vorne das Postfrontale beteiligt sind und beide zusammen über der Schädeldecke des Tieres ein neues Schädeldach bilden, das von dem unteren durch einen leeren Raum getrennt wird; im alten Schädeldache entstehen Lakunen. Je nach der Entwicklung der Hörner und der Krause kann man bei den mit Triceratops verwandten Formen einerseits Typen mit durchbrochener und Typen mit geschlossener Krause, anderseits aber Typen unterscheiden, bei denen sich die Frontalhörner vergrößern und Typen, wo das unpaare Nasenhorn wächst. Größere Stirnhörner tragende Formen sind Ceratops[5]), Triceratops[6]), Torosaurus[7]), Anchiceratops[8]), ein relativ großes Nasenhorn tragen Monoclonius[9]), Styracosaurus[10]) und Brachyceratops[11]). Bei Chasmasaurus[12]) und Eoceratops[13]) sind Stirn- und Nasenhörner gleich groß. Bei Leptoceratops[14]) waren die Hörner sehr klein und dieses letzte Genus ist offenbar ein primitives. Die Öffnungen

---

[1]) Gilmore, A new restoration of Triceratops. Proc. U. S. National Museum. Washington 1919.

[2]) Hay, O. P., Skull and Brain of Triceratops. Proc. U. S. National Museum. Washington 1909.

[3]) Huene, Beiträge zur Kenntnis des Ceratopsiden Schädels. Neues Jahrb. f. Min. Geolog. u. Palaeontolog. Stuttgart 1911.

[4]) Pompeckj, Besaß der Dinosaurier Triceratops ein Parietalforamen. Sitzber. Gesellsch. Naturforsch. Freunde. Berlin 1921.

[5]) Hatcher-Lull, The Ceratopsia. U. S. Geolog. Survey; Monographs Vol. XLIX. Washington 1907.

[6]) Ders., loc. cit. Washington 1907.

[7]) Ders., loc. cit. Washington 1907.

[8]) Barnum Brown, Anchiceratops a new genus of horned Dinosaurs. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New York 1914.

[9]) Barnum Brown, A Complete Skeleton of the horned Dinosaur Monoclonius. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New York 1917.

[10]) Lambe, L., A new genus and species of Ceratopsia from the Belly river formation. Ottawa Naturalist. Ottawa 1912.

[11]) Gilmore, Brachyceratops, a ceratopsian Dinosaur from the Two Medecine formation. U. S. Geol. Surv. Professional Paper 103. Washington 1917.

[12]) Lambe, On Eoceratops canadensis. Canada Geolog. Surv. Museum Bulletin Nr. 12. Ottawa 1915.

[13]) Ders., On Eoceratops canadensis. Canada Geolog. Surv. Museum Bulletin Nr. 12. Ottawa 1915.

[14]) Barnum Brown, Leptoceratops a new genus of Ceratopsia; Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New York 1914.

der Krause sind in beiden Gruppen verschieden. Die Hörner der Ceratopsiden werden von je einem selbständig verknöcherndem Os cornu getragen, das sich im einheitlichen Nasenhorn von Brachyceratops, den beiden Nasenbeinen entsprechend, paarig anlegt. Letzteres zeigt, daß es sich nicht um eine Coriumossifikation handelt. Die Genese dieses Knochens ist natürlich dieselbe, wie die der von selbständigen Ossifikationszentren aus verknöchernden Apophysen der Schenkelknochen der Mammalier (z. B. Trochanter major) und des ihnen homologen, weil knorpelig angelegten Os cornu dieser Tiere. Er ist nicht, wie Fejérváry[1]) meint, auf eine Dermalossifikation zurückzuführen. Die Zähne mancher Ceratopsiden sind linguo-labial komprimiert und beiderseits mit parallelen Emailriefen versehen, die sich am Zahnrande treffen und hier Kerben erzeugen. Der Unterkiefer zeigt ein hoch emporragendes Coronoideum, daß sich seitlich der letzten Zähne erhebt.

Die Halswirbel sind, um beim Stoßen mit den Hörnern dem Schädel einen festen Halt zu geben, kurz und mehr oder weniger koossifiziert, die Scapula ist mäßig breit und lang und wird der Länge nach von einen stumpfen Rücken durchzogen, der bis an die Fossa glenoidalis herabreicht. Das Ilium zeigt einen von allen bisher besprochenen Formen abweichenden Typus, es ist vor und hinter dem Acetabulum sehr lang und niedrig, dabei aber transversal verbreitet, doch ist die Verbreiterung bei einigen Formen nur unbedeutend (Brachyceratops), bei anderen hingegen bedeutend (Triceratops). Die Ischia sind schlanke, im Querschnitte fast runde Knochen, die sich nur oben verbreitern, wo sie sich durch getrennte Fortsätze mit der Pubis und mit dem Ilium verbinden. Das Acetabulum ist wie bei den Saurischiern durchbrochen, die Pubis besteht bei Triceratops aus einem meist kurzen breiten, bei Brachyceratops aber langen stabförmigen rückwärtigen Teile und stets aus einem breiten vorderen Teile. Letzterer (der Processus pseudopectinealis) ist eine Neuerwerbung, ersterer ist die eigentliche, jedoch wie bei den Vögeln gegen rückwärts rotierte Pubis. Zwischen beiden Teilen ist ein Einschnitt: das gegen das Foramen cordiforme hin geöffnete Foramen obturatorium. Natürlich fehlen auch bei diesen hochbeinigen Formen die Ventralrippen.

---

[1]) Fejérváry, G., Phylogenetical and morpholgical Notes on primary and recondary dermal bones of the Skull. Archiv für Naturgeschichte. Berlin 1922.

Der Humerus ist ein proximal und distal stark verbreiteter Knochen, der keine Foramina zeigt. Am Femur ist bei Triceratops selbst ein Trochanter quartus ebensowenig konstatierbar wie bei den Sauropoden, bei anderen Formen (Brachyceratops und Leptoceratops)[1]) ist er aber vorhanden. In der Hand sind 5, im Fuße 4 wohlentwickelte Zehen vorhanden, die dritte Zehe ist nur unbedeutend länger als die anderen. Die Phalangenzahl im Fuße ist 2, 3, 4, 5, 0. Primitivere Formen als Triceratops zeichnen sich durch kürzere Hörner, weniger verknöcherte Nackenkrause, schlankere Scapula, schlankeren Humerus, stabförmige Pubis und Trochanter quartus aus. Die Verstärkung der Vorderextremität ist, wie ersichtlich, daher bei dieser Gruppe genau so sekundär erworben, wie deren Verlängerung bei den Coelurosauriern und den Sauropoden.

Eine andere auf den Jura beschränkte Gruppe vierbeiniger Orthopoden (Stegosauridae), die auch zwei Pubisäste aufweist, hat auch ein Os praedentale und linguo-labial gekerbte Zähne, doch fehlt ihr die Nasenkrause, so daß der Schädel trotz seiner Abflachung seinen ursprünglichen Bauplan, nämlich den Typus mit zwei Schläfenbögen, deutlicher zeigt. Dieser Gruppe fehlt der praeorbitale Durchbruch, ferner sind bei ihr alle Schläfenbögen stark und deshalb ist deren Schädel von dem der Ornithosuchier recht verschieden. In der Rückenansicht erinnert der Schädel dieser Gruppe infolge des Verschlusses der rückwärtigen Durchbrüche etwas an Erythrosuchus. Die seitliche Schläfenöffnung zieht bei diesen Formen abwärts und etwas gegen vorne. — In dieser Gruppe zeigen die relativ primitiven Liasformen (Scelidosaurus)[2]) einen hohen Kronfortsatz und einen schlankeren Humerus als die späteren (Stegosaurus)[3]), ferner haben sie einen Trochanter quartus am Femur (Scelidosaurus), der den spezialisierteren Formen (Stegosaurus) fehlt, dann eine bedeutend stärkere Pubis, die bis an das distale Ischiumende reicht und paralell mit diesem hinzieht (Scelidosaurus), endlich ist auch in dieser Gruppe bei den stärkeren Panzer aufweisenden Formen (Stegosaurus) das Ilium lateral stärker verbreitet als bei den anderen weniger gepanzerten

---

[1]) Barnum Brown, Leptoceratops a new genus of Ceratopsia. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New York 1914.

[2]) Owen, R., British Fossil Reptiles. London 1849—1884.

[3]) Gilmore, Osteology of the armored Dinosauria; Bullet. U. S. National Museum Nr. 89. Washington 1914. — Ders., A newly mounted Skeleton of the armored Dinosaur Stegosaurus. Proceed U. S. National Museum. Washington 1918.

(Scelidosaurus). Die Differenzen zwischen den primitiveren und spezialisierteren Mitgliedern dieser Gruppe sind in manchem dieselben wie zwischen den primitiven und spezialisierten Ceratopsidae. Der Atlas ist bei den jurassischen Formen ringförmig. Die Gleichheit des Iliums manches Stegosauriden (Centrurosaurus)[1]) mit dem von Brachyceratopes ist systematisch wichtig und so ist denn nicht zweifelhaft, daß Stegosauridae und Ceratopsidae auf zweibeinige Ahnen zurückgehen, die relativ kleine vordere Extremitäten, am Femur einen Trochanter quartus und eine gegen rückwärts rotierte Pubis hatten.

Die Rückwärtsrotation der Pubis, die man bei allen Orthopoden antrifft und die ein vogelartiges Becken erzeugt (Tab. V, Fig. 3, Becken von Dromaeus), bildet wieder einen eklatanten Fall latenter Homoplasie. Bei den fleischfressenden Saurischiern fehlt sie völlig, ich glaubte daher früher, daß sie durch die Nahrungsänderung bedingt würde, nun zeigt sich aber klar, daß sie, wenn auch in geringem Maße, auch mehrere Thecodontier charakterisiert, unter denen sie schließlich bei den Pelycosimieren relativ stark wird (Tab. V, Fig. 11). Genau dieselbe Rotation kommt, wie sich embryologisch nachweisen läßt, auch bei den ursprünglich mit Kegelzähnen versehenen Vögeln vor, durch Nahrungsänderung wird also die Pubisrotation nicht erklärbar. Was in diesen drei Gruppen der Impuls zu dieser, den Rhynchocephalen und Pelycosauriern noch fremden Beckenmodifikation war, ist, wie bei jeder auf latenter Homoplasie beruhenden Modifikation noch dunkel. Wichtig ist die trotz der völligen Verschiedenheit des Beckens bemerkbare Gleichheit des Femurs der Stegosaurier und der Sauropoden, denn sie zeigt, wie der Entwicklung der Extremitäten oft wenig systematischer Wert zukommt.

Außer den Ceratopsiden und den Stegosauriden kann man noch eine dritte kretazische Gruppe panzertragender Orthopoden, die Acanthopholier, erkennen. Sie unterscheiden sich von den besprochenen Gruppen dadurch, daß ihre Schädelbasis und auch die Entwicklung des Atlas völlig der eines Vogels gleicht, daß sich das distale Ende des Quadratums stark vorschiebt, die oberen Schläfenöffnungen schließen und endlich ein gerundetes Schädel-

---

[1]) Hennig, E., Kenthrosaurus aethiopicus der Stegosauride des Tendaguru. Sitzber. Gesell. Naturf. Freunde. Berlin 1915. — Ders., Zweite Mitteilung über den Stegosauriden des Tendaguru. Sitzber. Gesell. Naturf. Freunde. Berlin 1916.

dach entsteht (Stegoceras[1]) Struthiosaurus[2])), das äußerlich dem Schädeldache eines Vogels gleicht (Stegoceras, Struthiosaurus u. a.). Der Hals nimmt bei diesen Formen an Dicke abwärts recht schnell zu und namentlich die rückwärtigen Rippen sind oft stark verbreitert, um den schweren Panzer zu tragen (Polacanthus[3]), Struthiosaurus). Die Scapula zeigt nicht, wie bei Triceratops eine Crista, sie ist auch nicht glatt, wie bei den Stegosauriern, sondern zeigt ein hängendes Acromion. Die verschmolzenen Elemente des Atlas bilden bei Struthiosaurus einen vogelartigen Wirbelkörper, in den der Odontoid hineinragt. Die Vorderextremität ist mit der rückwärtigen gleich lang; im Becken ist das Ilium verbreitet, die Pubis ist bisher nicht bekannt, das Femur zeigt Spuren eines vierten Trochanters. Die Anwesenheit eines Acromion auf der Scapula trennt diese Formen von Ankylosaurus[4]) und bringt sie einigen weniger bekannten amerikanischen Formen (Panoplosaurus[5]), Palaeoscincus[6])) näher. Da der Zahnbau bei allen diesen Gruppen prinzipiell ähnlich ist, so kann man alle diese Gruppen als Thyreophora zusammenfassen.

23. Corythosaurus

Corythosaurus[7]) und andere mit ihm sehr nahe verwandte Formen wie Stephanosaurus[8]), Hypacrosaurus[9]) und Saurolophus[10])

[1]) Lambe, The cretaceous genus Stegoceras. Trans. Roy. Soc. Canada. Ottawa 1918.

[2]) Nopcsa, Dinosaurier der siebenbürgischen Landesteile Ungarns. Jahrb. K. Ungar. Geolog. Reichsanstalt. Budapest 1915.

[3]) Ders., Notes on British Dinosaurs; Polacanthus. Geol. Mag. London 1905.

[4]) Matthew, W. D., Dinosaurs. New York 1915.

[5]) Lambe, Description of new Genus and Species Panoplosaurus. Trans. Roy. Soc. Canada. Ottawa 1920. — Sternberg, Ch. M., A supplementary study of Panoplosaurus. Trans. Roy. Soc. Canada. Ottawa 1921.

[6]) Matthew, A super Dreadnaught of the animal World. Natural history. New York 1922.

[7]) Barnum Brown, Corythosaurus casuarius, a new crested Dinosaur. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New York 1914. — Ders., Corythosaurus casuarius Skeleton. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New York 1916.

[8]) Lambe, The Hadrosaur Edmontosaurus. Geol. Surv. of Canada Memoir. 120. Ottawa 1920.

[9]) Barnum Brown, A new Trachodont Dinosaur. Bull. Amer. Mus. Nat. hist. New York 1913.

[10]) Ders., A crested Dinosaur from the Edmonton. Bull. Amer. Mus. Nat. hist. New York 1912.

haben mit den zuvor skizzierten Ceratopsiden einen starken Processus pseudopectinealis (Tab. V, Fig. 12, Becken von Saurolophus) und das Praedentale gemeinsam, im äußeren Habitus unterscheiden sie sich von ihnen aber wesentlich dadurch, daß sie vorwiegend zweibeinige Tiere waren. Sie verhalten sich also zu den vierfüßigen Thyreophora so, wie die zweifüßigen Theropoden zu den vierfüßigen Sauropoden. Die genannten Formen sind alle kretazisch und vorwiegend nordamerikanisch, doch gab es ähnliche Formen auch in Europa.

Am Schädel des zwei Schläfenöffnungen aufweisenden Corythosaurus und seiner Verwandten fallen vor allem die riesigen, zuweilen sogar zweitausend Zähne beherbergenden Zahnmagazine auf, in denen die eine einseitige, glatte Schmelzlage aufweisenden Zähne dicht gedrängt stehen. In ihrer Gesamtheit bilden diese Zähne ein Pflaster, aus dem infolge der Abkauung die Emailschichten der Zähne Leisten bildend hervorragen, wodurch eine der Kaufläche der pflanzenfreßenden Säugetiere ähnliche Kaufläche entsteht. Bei allen den Corythosaurusartigen Tieren trägt der Schädel oben und hinten in der Mittellinie einen im übrigen variablen Auswuchs, der bei Corythosaurus und Saurolophus aus den Nasalia, Frontalia und Praefrontalia gebildet wird, an dessen Bildung sich aber bei Stephanosaurus auch das Praemaxillare beteiligt. Bei Cheneosaurus[1]) ist an Stelle dieses Auswuchses nur eine kleine Aufwölbung vorhanden, aber auch an dieser beteiligt sich das Praemaxillare. Trachodon[2]), Gryposaurus[3]), Edmontosaurus[4]) und Prosaurolophus[5]) zeigen recht ähnlich gebaute, aber nicht verzierte Schädel. Da Nopcsa bei diesen Formen auch am Ischiumende, wo die Penismuskeln inserieren mußten, einige Differenzen nachweisen konnte, so hält er sie für die Weibchen der ornamentierten Formen. Der amerikanische Kritosaurus[6]) und der europäische Orthomerus[7]) unterscheiden sich von allen diesen Formen durch

---

[1]) Lambe, On Cheneosaurus tolmanensis. Ottawa Naturalist 1917.

[2]) Osborn, Integument of the Iguanodont Dinosaur Trachodon; Memoir. Amer. Mus. Nat. Hist. New York 1912.

[3]) Lambe, On Gryposaurus notabilis. Ottawa Naturalist 1914. (Angebl. mit Kritosaurus ident.)

[4]) Ders., The Hadrosaur Edmontosaurus. Loc. cit. 1920,

[5]) Gilmore, A new crested trachodont Dinosaur Prosaurolophus. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New York 1916.

[6]) Barnum Brown, The cretaceous Ojo Alamo beds of New Mexico. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New York 1920.

[7]) Nopcsa, Dinosaurierreste aus Siebenbürgen I. Denkschriften d. math. naturwiss. Cl. Akad. d. Wiss. Wien 1899 (noch unter dem Namen Limnosaurus).

die viel schwächere Entwicklung des Gebisses und die geringere Größe des Praemaxillare.

Alle praesacralen Wirbel dieser Tiere sind opistocoel, die Scapula zeigt bei fast parallelen Rändern oben eine konvexe Krümmung, so daß die Fossa glenoidalis bei mit parallel zur Wirbelsäule liegendem Scapulaschafte ventralwärts und fast kaudalwärts schaut. Dies läßt auf beschränkte Vorwärtsbewegung aber starke Rückwärtsbewegung des Humerus schließen, wie eine solche bei den, eine ähnlich gebaute Scapula aufweisenden Pinguinen vorkommt. Daß die Hände Schwimmhäute trugen, ist an Trachodonmumien festgestellt worden. Das Ilium ist etwas dem von Triceratops ähnlich, das heißt lang, flach und transversal etwas verbreitet. Ischium und Pubis sind schlanke Stäbe, der Processus pseudopectinealis eine breite Platte. Auf den ersten Augenblick scheint es recht auffallend zu sein, daß bei diesen Tieren Ventralrippen fehlen, wogegen solche bei den zweibeinigen Saurischiern vorkommen, bedenkt man aber, daß die Pubisrotation in dem ganzen Abdomen tiefgreifende Muskelveränderungen nach sich ziehen mußte, dann wird deren Fehlen weniger auffallend. Instruktiv ist dieser Fall deshalb, da er den Beweis führt, wie vorsichtig man mit Verallgemeinerungen sein muß, denn ohne Kenntnis dieser Eigentümlichkeit der Pubis der zweibeinigen Ornithopoden würde man geneigt sein, das Fehlen der Ventralrippen bei den von den Ornithopoden stammenden vierbeinigen Tyreophoren einfach auf deren Hochbeinigkeit zurückzuführen, während es in Wirklichkeit ererbt ist. Die Füße der Ornithopoden erinnern einigermaßen an die der zweibeinigen Saurischier, doch sind sie plumper, nicht mit Krallen sondern Hufen bewehrt und zeigen auch ein weniger spezialisiertes Tarsalgelenk, das aber prinzipiell gleich gebaut ist. Für die Trachodontidae ergibt sich auf Grund der Zahnmagazine die Zweiteilung in Trachodontinae und Protrachodontinae.

Durch eine viel geringere Zahl von Zähnen, von denen aber jeder relativ stark ist und zahlreiche vertikale Emailleisten aufweist, durch viel schwächere Entwicklung der Praemaxilleria, durch biplane Rückenwirbel, durch wenig gekrümmte Scapulae, die daher eine mehr nach vorn schauende Glenoidalgrube haben, endlich durch stärkere Pubes läßt sich der unterkretazische Iguanodon[1]) leicht

[1]) Es muß in Ermangelung neuerer Arbeiten auf Dollos Arbeiten von 1882 bis 1885 verwiesen werden (meist im Bull. Mus. roy. hist. nat. Bruxelles), ferner in Phil. Trans. Roy. Soc. London 1923.

von den trachodonartigen Tieren unterscheiden. Bei Iguanodon kann die Vorderextremität noch leicht als Hand verwendet werden. An Iguanodon schließen sich leicht weitere Formen an, die in jedem Kieferaste kaum mehr, ja sogar weniger als zwölf Alveolen, ferner eine ganz gerade Scapula und biplane Halswirbel haben (Camptosaurus[1]), Rhabdodon[2]), Thescelesaurus[3]), Hypsilophodon[4])). Die Pubis ist bei allen diesen, vom Jura bis in die Kreide reichenden Formen noch besser entwickelt als bei Iguanodon, der Processus pseudopectinealis hingegen schwächer. Am unteren Ischiumende lassen sich analoge sexuelle Differenzen nachweisen wie bei den Trachodontiden. Hypsilophodon unterscheidet sich von allen übrigen Formen dadurch, daß sein Zwischenkiefer nicht zahnlos ist, sondern gut entwickelte thecodonte Zähne enthält. Wie eine Untersuchung des Originalexemplares zeigte, ist der zuletzt von Koken[5]) besprochene Stenopelyx nahe mit Hypsilophodon verwandt, doch ist der postacetabulare Iliumteil noch länger, das Ilium relativ flach, das Ischium weniger stabförmig und das Femur relativ länger. Leider kennt man bei dieser Form weder Hals noch Schädel.

Infolge dieser Differenzen kann man innerhalb der mit den Trachodontiden verwandten, aber geriefte Zähne aufweisenden Formen, die man als Kalodontidae zusammenfassen kann, Hypsilophodontinae, Camptosaurinae und Iguanodontinae unterscheiden. Alle zweibeinigen, sich an Corythosaurus anschließenden Formen bilden zusammen die Unterordnung Ornithopoda.

Da außer dem Processus pseudopectinealis den Thyreophoren und Ornithopoden auch der Besitz eines einer Dermalverknöcherung entsprechenden Praedentale gemeinsam ist, da hier mithin zwei, nicht in Korrelation stehende Charaktere auftreten, was auf gemeinsamen Ursprung hinweist, so kann man Thyreophora und Ornithopoden zur Ordnung Orthopoda vereinen.

---

[1]) Gilmore, Osteology of the jurassic Reptile Comptosaurus. Proc. U. S. national Museum. Washington 1909.

[2]) Nopsca, Dinosaurier der Siebenbürg. Landesteile. Jahrb. K. ung. geol. Reichs-Anst. Budapest 1915.

[3]) Gilmore, Osteology of Thescelesaurus. Proc. U. S. National Museum. Washington 1915.

[4]) Nopcsa, Notes on British Dinosaurs. Part. I Hypsilophodon. Geolog. Magazine. London.

[5]) E. Koken, Die Dinosaurier, Crocodiliden und Sauropterygier des norddeutschen Wealden. Palaeontologische Abhandlungen. Berlin 1885.

Der Ursprung der ganzen Gruppe dürfte in Poposaurus-artigen[1]) Formen zu suchen sein. Die Wirbel dieses triadischen Tieres sind fast biplan und dinosaurierartig gebaut, das Sacrum umfaßte 4—5 Wirbel und weist im Vereine mit der reduzierten Fibula und dem geraden Femur auf oft zweibeinige Gangart, der praeacetabulare Iliumfortsatz ist lang, niedrig und schmal, der Pedunculus pubis am Ilium nicht gestielt. Dies trennt Poposaurus von den Saurischiern. Das Acetabulum war durchbrochen. Ob Poposaurus zu den Thyreophoren oder den Ornithopoden gehört, läßt sich noch nicht entscheiden, vorläufig steht er jedenfalls isoliert. Orthopoda und Saurischia bilden zusammen die Oberordnung Dinosauria. Die Gründe zu dieser Vereinigung siehe S. 128.

24. **Gavialis** (Tab. III, Fig. 7)

Das erste, was an einem Gavial[2]) auffällt, ist das lange Rostrum des Schädels, das durch die Verlängerung der Maxillaria entsteht, wodurch die Nasalia zuerst ihren Zusammenhang mit der Nasenöffnung und dann sogar mit den Praemaxillaren verlieren. Bei anderen langschnauzigen Krokodilen (Steneosaurus[3]) und Geosaurus[4])) finden sich ähnliche Verhältnisse vor. Bei Krokodilen mit etwas kürzerer Schnauze (Tomiostoma[5]), Thoracosaurus[6]), Goniopholis[7]) und Nanosuchus[8])) sind die Nasalia noch im Kontakte mit den Praemaxillaren, oder berühren sie wenigstens beinahe (Pholidosaurus[9])); bei vielen andern Formen treten sie endlich mehr oder weniger deutlich an die Nasenöffnung heran. Da die Nasenöffnung stets terminal bleibt, ist ein durch ein Septum längs

[1]) Mehl, Poposaurus gracilis nov. gen. a new reptile from the Triassic of Wyoning; Journal of Geology, Chicago 1915. Hierzu: Nopcsa, Zur systematischen Stellung von Poposaurus; Centralbl. f. Min., Geol. u. Palaeont. Stuttgart 1921.

[2]) Mook, Ch., C., Skull characters of recent Crocodilia. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New York 1921. (Im folgenden als „Mook 1921“ zitiert.)

[3]) Andrews, Catalogue of Marine Reptiles of the Oxford Clay Part. II. London 1913.

[4]) Ders., Catalogue. Loc. cit. 1913.

[5]) Mook 1921.

[6]) Koken, Thoracosaurus macrorhynchus. Zeitschr. deut. geolog. Geselsch. 1888.

[7]) Eine monographische Bearbeitung dieses Genus wäre zu wünschen. Der letzte Beitrag ist: Hooley, Goniopholis crassidens; Quart. Journ. Geolog. Soc. London 1907.

[8]) Owen, Britisch Fossil Reptiles. London 1849—1884.

[9]) Andrews, Skull and Part of a Skeleton of a Crocodile from the middle Purbeck of Swanage. Ann. Mag. Nat. Hist. 1913.

geteiltes Nasenrohr vorhanden. Zuweilen tritt am Rostrum ein longitudinaler Schaltknochen auf[1]). Die oberen Schläfenöffnungen sind bei dem mit einem Panzer versehenen Gavialis, sowie bei allen bepanzerten Krokodilen klein und bei einigen sogar verschlossen (Alligator lucius), die seitlichen sind groß. Am Quadratum ist das obere Ende stark vorwärts geneigt, dabei ist an diesem Knochen aber eigentlich nur jener Teil stark entwickelt, welcher der pterygoidalen Apophyse des Quadratums der Rhynchocephalen entspricht. An der Gaumenansicht fällt bei Gavialis, so wie bei allen andern rezenten Krokodilen zuerst der Verschluß der Palatina und der Pterygoidea auf, wodurch die Nasenröhre bis an das Basisphenoideum verlängert und die innere unpaare Nasenöffnung in die Gegend der Tubera basioccipitalia verlegt wird, dann zeigt sich am Gaumen beiderseits eine Öffnung, die von Transversum, Palatium und Maxillare begrenzt wird. Bei einem Krokodil (Hylaeochampsa[2])) sieht man statt dieser einzigen Öffnung jederseits zwei und zwar eine äußere, die durch eine Bifurkation des Ectopterygoid entsteht und von diesen Knochen und dem Maxillare gebildet wird, und eine zweite, innere, die durch Palatinum, Pterygoideum und Ectopterygoid begrenzt ist. Bei dem von Stromer beschriebenen Libycosuchus[3]) ist nur die innere dieser beiden Öffnungen vorhanden und es liegt nun die Annahme nahe, daß die einzige Öffnung der rezenten Krokodile durch die Reduktion des vorderen Transversumastes entstand, und aus der Vereinigung beider Öffnungen hervorging. Die Tendenz des Transversums zur Durchbohrung zeigt sich auch bei den Megalosauriern, wo Tyrannosaurus ein durchbohrtes, die übrigen Formen aber ein nicht durchbohrtes Transversum haben, ferner dürfen wir nicht annehmen, daß bei den Krokodilen die innere Öffnung die ältere der beiden wäre, denn ihre Lage weicht von jener der Gaumendurchbrüche der Ornithosuchier, Rhynchocephalen und Pelycosaurier ab. Allerdings findet sie sich in dieser Lage als kleiner Spalt bei den Parasuchiern wieder, aber gerade bei diesem zeichnen sich die Pterygoidea und Palatina sowie bei Libycosuchus durch große Breitenentwicklung aus. So scheint es plausibler, die innere Lage des Gaumendurchbruches von Libycosuchus und die Durchbohrung des Trans-

[1]) Mook 1921 (bei Caiman trigonotus S. 246).

[2]) Andrews, Skull etc. Loc. cit. 1913.

[3]) Stromer, Ergebnisse der Forschungsreise Prof. Stromers. II. Wirbeltierreste der Baharije-Stufe. Kgl. bayer. Akad. d. Wiss. München 1914.

versums bei Hylaeochampsa nicht für alte Charaktere, sondern für eine Neuerwerbung zu halten. — Der praeorbitale Durchbruch, der die Thecodontier, die Saurischier und z. T. die Orthopoden charakterisiert, fehlt zwar bei den modernen Krokodilen, er findet sich aber noch bei Cynodontosuchus, Nothosuchus[1]) und den Teleosauriden[2]). Der postorbitale Bogen liegt bei vielen amphicoelen aquatischen Krokodilen wie bei den Thecodontiern in derselben Fläche wie die übrigen Schläfenbögen, d. h. auf der Oberfläche des Schädels, bei den procoelen Krokodilen liegt er aber tiefer, so daß sich die Augenhöhlen und die unteren Schläfenöffnungen im Niveau des Schädeldaches scheinbar mit einander verbinden. Die obere Schläfenöffnung der älteren Formen ist groß. Das Lacrymale hat die Tendenz, an die Nasenbeine heranzurücken (vgl. von Alligator mississippensis, Alligator lucius und Alligator sclerops[3])), des weiteren zeigt das Frontale die Tendenz, den Kontakt mit den Nasalia zu verlieren, da es von diesen durch die Praefrontalia verdrängt wird (Alligator, Tomistoma Schlegeli, Crocodilus niloticus). Bei dem geologisch älteren Tomistoma calcitrans[4]) berühren die Frontalia noch die Nasalia. Eine Gruppe, die Fraas als Thalattosuchia bezeichnet, zeichnet sich durch weit über die Orbita vorspringende Praefrontalia aus.

Der Hirnraum ist in den geologisch älteren Formen (Teleosaurus[5]), Pelagosaurus, Dryosaurus[6])) kleiner als in den modernen (Gavialis[7]), namentlich aber Crocodilus und Alligator).

Von systematischer Wichtigkeit scheint es zu sein, ob das Spleniale in die Symphyse eintritt oder sich an ihr nicht beteiligt. — Bei den rezenten Krokodilen tritt es nur bei Tomistoma und Gavial, also bei langschnauzigen Formen in die Symphyse, unter den cretacischen Formen sind aber mehrere kurzschnauzige bekannt,

[1]) Woodward, A. S., On two mesozoic crocodilians. Annales del Museo de la Plata, Palaeontologia Argentina 1896 (Cynodontosuchus und Nothosuchus).

[2]) Deslongchamps Eudes, Notes Palaeontologiques 1863—1869.

[3]) Mook 1921.

[4]) Ders. 1921.

[5]) Koken, Die Dinosaurier, Crocodiliden und Sauropterygier des norddeutschen Wealden. Palaeontolog. Abhandl. Berlin 1887. (Teleosaurus und Pelagosaurus betr.)

[6]) Thevenin, Le Dryosaurus des Phosphates de Tunesie. Annales de Palaeontologie. Paris 1911.

[7]) Koken, Die Dinosaurier etc. Loc. cit. Berlin 1887.

bei denen dies auch der Fall ist (Doratodon[1]), Nothosuchus, Cynodontosuchus, Leiydosuchus[2])). Leider wurde auf diesen Zug bei der Beschreibung der Krokodile bisher nicht sehr geachtet, ferner fehlen die diesbezüglichen Angaben sogar bei so wichtigen Formen wie beim cretacischen Libycosuchus.

Die Wirbelsäule zeigt bei Gavialis einen aus isolierten Elementen bestehenden, den Epistropheus noch nicht berührenden Atlas, ferner procoele Wirbel, doch ist letzteres nicht für alle Krokodile charakteristisch, denn die älteren Formen haben biplane oder schwach bikonkave Wirbel, für alle ist aber charakteristisch, daß in dem Rumpfe die zweiköpfigen Rippen nur an den Bögen artikulieren. Im Schultergürtel fällt auf, daß nur das Coracoideum, Scapula und ein stabförmiges Episternum auftreten, von denen letzteres in dem ersten Drittel eine kleine Verdickung aufweist und offenbar aus der Reduktion eines ehemals größeren und wohl kreuzförmigen Episternums hervorging.

Das Becken aller Krokodile unterscheidet sich von den bisher beschriebenen Reptilienbecken dadurch, daß der vordere Unterteil des Acetabulum von einem selbständigen Knorpel begrenzt wird, mit dem das Ischium koossifiziert, und dadurch, daß dann an diesen Knorpel ein weiterer Knochen artikuliert, der gegen die Medianlinie zieht, und sich hierbei verbreitert. Der Nervus obturatorius tritt durch eine gegen das Acetabulum offene Incisur dort durch das Becken, wo sich an der Grenze des Acetabulums der Knorpel mit dem Ischium verbindet. Wie Huene aus Muskelstudien wahrscheinlich machen konnte, ist der vordere mit dem Knorpel artikulierende Knochen nicht die Pubis der andern Reptilien, sondern eine neuerworbene Praepubis. Auf die Genese dieses Knochens wirft vielleicht das etwas Licht, daß die letzten Bauchrippen bei den rezenten Krokodilen ganz besonders breit sind, denn vielleicht ist auch die Praepubis der Krokodile bloß als eine besonders modifizierte Bauchrippe zu betrachten. Während die Praepubis der modernen Krokrodile median sehr breit ist, ist sie bei manchen alten und zwar gerade terrestrischen Formen noch

[1]) Seeley, Fossil reptiles of the Gosauformation. Quart. Journ. Geol. Soc. London 1882. Abgebildet in Bunzel, Reptilfauna der Gosau. Abhandl. k. k. geolog. Reichsanstalt. Wien 1871.

[2]) Gilmore, Leiydosuchus Sternbergi. Proc. U. S. Nation. Museum. Washington 1910

schmal (Atoposaurus[1]), auch Coelosuchus[2])), ihre Form nähert sich daher der Form einer Rippe. Das Ilium der dem Meeresleben stärker angepaßten Krokodile ist ein kurzer, dicker Knochen, der etwas an das Ilium der Nothosaurier und an jenes der Mesosaurier erinnert, also an jene Formen unter den Sauropterygiern und Ichthyopterygiern, die noch keine rechten Flossen und namentlich noch keine Hyperdactylie haben. Bei den Thalattosuchiern ist es noch stärker reduziert als bei den Teleosauriern. In einem weiteren Stadium der Anpassung der Sauropterygier und Ichthyopterygier an das Meeresleben wird das Ilium, so wie bei den Mosasauriern, ein gerader schlanker Knochen, und dies ist ja dann schließlich immer die Form eines Iliums, das der allmählichen Reduktion anheimfällt (Boiden, Ilysiden, Pseudopus, Ophiodes, Voelzkowia, Scincoiden, Pygopiden). Bei den marinen Krokodilen wurde dieses letzte Entwicklungsstadium (Reduktionsstadium) des Iliums offenbar noch nicht erreicht.

Die Hand der terrestren Krokodilier ist durch die besondere Länge zweier Carpalia charakterisiert. Abel[3]) hat diese Verlängerung mit der Modifikation der Hand von Chelone vergleichen, Huene[4]) glaubt darin einfach eine durch terrestre Lebensweise bedingte Verlängerung einer ehemals reduzierten Vorderextremität erblicken zu können. Da die Entwicklung des Schultergürtels mit jener der Vorderfüße in Korrelation ist, ersterer aber eine Reduktion zeigte (Claviculamangel, Episternumreduktion), und da nun des weiteren die Krokodile jetzt alle quadruped sind, so darf man wohl aus der Korrelation dieser Regionen darauf schließen, daß die Modifikation des Carpus wohl auch eine Kompensation ist. Obzwar nun die Natur dieser Kompensation noch immer nicht ganz geklärt ist, so mag die Beachtung, daß sich eine ähnliche Reduktion des Episternums zu einem Stabe auch bei den trägen Helodermatiden findet, einen Fingerzeig für ihre Natur geben.

Bei einer Gruppe mäßig langschwänziger, ungepanzerter Krokodilier (den Thalattosuchiern) wurde die hintere, aber auch

---

[1]) Lortet, Les Reptiles fossiles du Bassin du Rhone. Archive du Musée d'histoire naturelle. Lyon 1892.

[2]) Williston, American Amphicoelian Crocodiles. Journal of Geology. Chicago 1906.

[3]) Abel, Stämme der Wirbeltiere. Berlin 1919. (S. 538.)

[4]) Huene, Beobachtungen über die Bewegungsart der Extremitäten der Crocodilier. Biolog. Centralblatt 1913.

die vordere Extremität zu einer kurzen Flosse modifiziert und auch eine Schwanzflosse entwickelt (Geosaurus, Metiorhynchus).

Interessanter Weise besteht der Bauchpanzer der älteren Krokodile (Teleosaurus[1]), Crocodileimus[2])) z. T. aus alternierend angeordneten polygonalen Schildern, wogegen er bei Diplocynodon[3]) und den modernen Krokodilen[4]) aus rechtwinkelig angeordneten, schuppig aufeinander gelagerten Knochenelementen besteht. Eine ganz analoge Veränderung von ursprünglich alternierend nebeneinander liegenden dermalen Tuberkeln zu übergreifenden Schuppen fanden wir schon bei den Parasuchiern und den Squamaten. Der Bauchpanzer von Macrochynchus[5]) nimmt eine Zwischenstellung ein, bei Pelagosaurus temporalis ist, wie bei den rezenten Krokodilen, im vorderen Teile ausgesprochen transversale Schilderung zu bemerken, die polygonale Region beschränkt sich auf den Bauch. Bei den marin spezialisierten Thalattosuchiern fehlt jeder Panzer.

Leider sind die genetischen Beziehungen der einzelnen Krokodilarten zu einander noch nicht geklärt und daher ist vorläufig auch eine zufriedenstellende Systematik dieser recht einheitlichen Gruppe noch nicht möglich.

Für die primitiven Krokodile sind vom Panzer abgesehen charakteristisch: eine wegen des Mangels der medianen Fortsätze der Praemaxillaria zusammenfließende Nasenöffnung, eine kleine Praeorbitalöffnung, ein unten ausgesprochen gegen rückwärts gerichtetes Quadratum, ein aus der Kreuzform oder Dolchform reduziertes Episternum und eine Praepubis. Wir müssen daher unter den altmesozoischen Reptilien auch Sphenosuchus[6]) trotz seiner gut entwickelten Claviceln zu den Krokodiliern stellen. Freilich gebührt diesem Genus im Systeme der Krokodilier eine ganz eigene Stelle. Die Nasenöffnungen fließen bei Sphenosuchus

---

[1]) Zittel, Grundzüge der Palaeontologie. München 1911. — Deslongchamps, Memoire sur les Teleosauriens. Mem. Soc. Linn. Normand. 1863.

[2]) Lortet, Les Reptiles fossiles du Bassin du Rhône. Archive du Museum d'histoire naturelle. Lyon 1892.

[3]) Ludwig, Fossile Crocodiliden aus der Tertiärformation d. Mainzer Beckens. Palaeontografica, Suppl. Bd. 1877.

[4]) Schmidt, Studien am Integument der Reptilien. IV. Die Knochenschuppen der Krokodile. Zoolog. Jahrbücher. Jena 1914.

[5]) Koken, Die Dinosaurier, Crocodiliden und Sauropterygier des norddeutschen Weald. Palaeontolog. Abhandl. Berlin 1887.

[6]) Haughton, A new Thecodont from the Stormberg beds. Sphenosuchus. Annals S. African Museum 1915.

zusammen, das Episternum ist stabförmig und ragte vor die Claviculae vor. Sphenosuchus stammt aus der oberen Trias Südafrikas. Mit Sphenosuchus nahe verwandt und von ihm eigentlich nur durch das Vorhandensein dünner internasaler Apophysen der Praemaxillaria unterscheidbar ist der etwas ältere Erpetosuchus[1]). Dieser zeigt im Gegensatz zu Sphenosuchus einen schwachen Panzer. Auf die ungepanzerte Natur von Sphenosuchus scheint sein viel schmäleres Parietale zu weisen. Die Lage des Quadratums ist bei beiden Formen dieselbe.

Betrachten wir die einheitlich gebauten Krokodile als Ordnung, so ergibt sich aus obigen Zeilen von selbst, daß Erpetosuchus und Sphenosuchus zwei Familien einer Unterordnung bilden müssen, die wir Procrocodilia nennen können und von den übrigen Krokodilen trennen müssen. Unter den eigentlichen Krokodilen lassen sich vorläufig nur die Geosauridae Andrews (= Thalattosuchia Fraas) und die Teleosauridae klar von den modernen Formen trennen, die Systematik der kurzschnauzigen „Mesosuchier" ist noch nicht geklärt.

Obzwar es sehr gewagt ist, die systematische Stellung eines bloß aus mehreren polygonalen Platten bestehenden Panzers bestimmen zu wollen, denn dergleichen Bildungen treten in mehreren Reptilgruppen auf, so glaube ich doch, daß man den von Meyer als Psephoderma[2]) beschriebenen triadischen Rest am besten an die Krokodilier anreiht. Es handelt sich um ein größeres, aus Platten aufgebautes Stück, über dessen Histologie eine Beschreibung Jaekels[3]) vorliegt. Polygonale Panzerplatten sind derzeit bekannt: als Rückenplatten der Lederschildkröten, als Rückenpanzer der mit Cyamodus verwandten Placodontier, als Kehlbrustplatten der Parasuchier, als Rückenpanzer mancher kretacischen Thyreophoren und als Bauchpanzer jurassischer Krokodilier. Bei der Bestimmung der Stellung der triadischen Psephoderma scheiden vor allem die erst seit dem Tertiär bekannten Dermochelyden aus, bei denen übrigens die Histologie des Panzers eine ganz andere ist, ebenso scheiden dann die erst in der Kreide auftretenden schwer bepanzerten Thyreophoren aus, bei den Parasuchiern zeigt der

[1]) Newton, Reptiles from the Elgin Sandstone. Phil. Trans. Roy. Soc. London 1894.

[2]) Meyer, Psephoderma alpinum. Palaeontographica, Vol. VI, 1856—1858.

[3]) Jaekel, Über Placochelys und ihre Bedeutung. Ergebnisse der wiss. Erforschung des Balatonsees. Budapest 1902.

Bauchpanzer krokodiline Skulptur; schließlich kommen auch die cyamodusartigen Placodontier nicht in Betracht, denn bei ihnen wechseln kleine und große Platten ab, ferner zeigen die großen bei ihnen an der Basis die Gestalt eines vielstrahligen Sternes und endlich ist auch der histologische Bau der Platten angeblich ein verschiedener. So kann man den Anschluß von Psephoderma nur bei den schon seit dem Lias bekannten Krokodiliern suchen, die namentlich im Mesozoikum durch einen polygonalen Bauchpanzer charakterisiert sind. Dieser zeigt infolge seiner großen Lakunen auch eine ähnliche histologische Struktur wie Psephoderma.

25. Pteranodon

Dieses von Eaton[1]), Williston[2]) und Huene[3]) besprochene oberkretacische aus Amerika und Europa bekannte Genus fällt durch den langen, zahnlosen Schnabel und seine große Hinterhauptcrista auf (Tab. III, Fig. 5). Bei einer mit Pteranodon nahe verwandten aber etwas primitiveren Form (Nyctosaurus[4])) fehlt diese Crista (Tab. III, Fig. 6). Das untere Ende des Quadratums schaut bei Pteranodon sehr stark ggeen vorn (bei Nyctosaurus weniger), beide Schläfenöffnungen sind vorhanden, an der Stelle von Nasenöffnung und praeorbitalem Durchbruch kann man nur eine, beiden Öffnungen entsprechende Öffnung sehen. Das Nasale (bei Huene 1914 als Lacrymale bezeichnet) ist ein kleiner Knochenspan oberhalb dieser Öffnung. Infolge der Neigung der Quadrata ist die ganze basisphenoidale Region stark in die Länge gezogen, es treten hier also gerade die entgegengesetzten Verhältnisse auf, wie bei Saurischiern, Orthopoden und Krokodiliern, wo sich eine geringe oder stärkere Verkürzung der Schädelbasis bemerkbar macht. Bei Nyctosaurus ist wegen der geringeren Neigung der Quadrata naturgemäß auch diese Schädelstreckung geringer.

---

[1]) Eaton, G. E., The osteology of Pteranodon. Memoirs Connecticut Acad. Arts and Science. 1910.

[2]) Williston, On the osteology of Nyctosaurus. Field Columb. Museum. Publ. 78. Chicago 1903.

[3]) Hnene, Beiträge zur Kenntnis des Schädels einiger Pterosaurier. Geolog. u. Palaeontolog. Abhandl. Jena 1914.

[4]) Williston, On the Skull of Nyctodactylus. Amer. Journ. of Anatomy 1901. — Ders., On the Skull of Nyctodactylus. Journ. of Geology. Chicago 1901. — Ders., On the osteology of Nyctosaurus. Field Columb. Mus. Publ. 78. Chicago 1903.

An den Wirbeln fallen die Foramina pneumatica aller Wirbel auf, dann das Verwachsen der vorderen Rumpfwirbel zu einem Notarium, mit dem bei Pteranodon die Scapula gelenkig verbunden ist. Auch bei Nyctosaurus tritt ein freilich bloß aus 3 Wirbeln bestehendes Notarium auf, doch unterbleibt hier die Gelenkung. Im hinteren Rumpfabschnitte tritt bei Pteranodon ein Synsacrum auf. Der Schwanz ist bei Pteranodon ein Stummel, bei Nyctosaurus war er etwas länger. Das Odontoideum wird allseitig von den Atlaselementen umfaßt. Am Schultergürtel bemerkt man ein vogelartig gebautes Scapulocoracoid, das mit einem breiten und gekielten Sternume artikulierte. Der vordere Rand dieses Sternums springt in der Mitte als flache, vertikale Platte weit vor. Claviculae und Episternum fehlen, trotz der enormen Entwicklung des Schultergürtels, bei Pteranodon genau so wie bei den Krokodiliern, Saurischiern und Orthopoden. Die bei diesen Flugsauriern bemerkbare Größenzunahme der Vorderextremität trat offenbar auch hier nach einer Periode vorübergehender Reduktion auf.

Das Becken zeigt eine einheitliche Puboischiumplatte, deren Elemente in der Medianlinie lückenlos verwachsen sind, und die auf jeder Seite ein Foramen obturatorium zeigen. Über den Acetabula liegen transversal etwas verbreiterte, lange schmale Ilia, die sich am besten mit dem Ilium der Orthopoden vergleichen lassen. Der Arm ist zu einem Flugorgan modifiziert, das aus einem Finger besteht und durch relativ geringes Längenwachstum des Oberarmes und großes Längenwachstum aller übrigen Hand- und Armabschnitte erzielt wird.

Ein aus mehreren Wirbeln bestehendes Notarium, an dem die Scapula artikuliert, charakterisiert, abgesehen von Pteranodon, auch das Genus Ornithodesmus[1]). Dieses Genus sowie weitere schlecht bekannte Arten[2]) unterscheiden sich von Pteranodon gut dadurch, daß das vordere, gerundete Ende der Schnauze mit starken Zähnen bewehrt ist, ferner durch den schlankeren Unterkiefer und durch den grazileren Bau aller Schädelknochen. Es scheint, als

[1]) Hooley, On the Skeleton of Ornithodesmus. Quart. Journ. Geol. Soc. London 1913.

[2]) Ders., On the Ornithosaurian Genus Ornithocheirus. Ann. Mag. Nat. Hist. London 1914. — Arthaber, Entwicklung, Ausbildung und Absterben der Flugsaurier. Palaeontolog. Zeitschrift. Berlin 1921. (Mit phantastischen Rekonstruktionen, aber Angaben über die übrige Literatur. Arthabers Arbeit besprochen von Nopcsa, Palaeontol. Zeitschrift Berlin 1923.)

ob bei Ornithodesmus die große Nasenöffnung von der enormen Praeorbitalöffnung getrennt gewesen wäre. Eine occipitale Crista war bei Ornithodesmus ebensowenig wie bei Nyctosaurus vorhanden. Dieser Vergleich zeigt aber, daß die Entwicklung des Notarium in verschiedenen Gruppen der Flugechsen erfolgen konnte.

An Ornithodesmus schließen sich in vielen Punkten die recht homogenen jurassischen Pterodactylen an[1]). Bei jenen Pterodactylen, bei denen noch ein Teil des Maxillare bezahnt ist, ist die Praeorbitalöffnung relativ klein, ferner beträgt die Neigung des Quadratums gegen den Kieferrand kaum 150 Grad, bei den andern jedoch, wo nur der vordere Teil des Kiefers bezahnt ist (Pterodactylus suevicus), ist der Praeorbitaldurchbruch groß und der Winkel des Quadratums ca. 160 Grad[1]). Von Pteranodon und Ornithocheirus unterscheidet sich Cycnorhamphus durch die schwache Brücke zwischen der Augenöffnung und dem praeorbitalen Durchbruch. Es scheint, als ob beim Genus Pterodactylus die Puboischiumplatte durch eine tiefe bis an jene Stelle reichende Inzisur, wo sich bei Pteranodon das Foramen obturatorium befindet, in zwei Teile geteilt würde. Wahrscheilich handelt es sich bei Pteranodon um eine sekundäre Verknöcherung des Beckens, denn während die Puboischiumplatte der primitiven Reptilien fast stets in einer Ebene liegt, treffen sich ihre beiden Hälften bei Pteranodon in der Mittellinie des Körpers in einem spitzen Winkel. Die Praepubis ist bei Pterodactylus medial breiter als bei Pteranodon. Die Flügelentwicklung ist bei Pterodactylus im Prinzip dieselbe wie bei Pteranodon, doch betrifft das Wachstum bei Pterodactylus die Phalangen relativ stärker als den Unterarm. — Bei all den kurzschwänzigen Flugechsen sind die Halswirbel etwas (Ptenodracon[2])) oder stark verlängert (Doratorhynchus[3]), Cycnorhamphus).

Wahrscheinlich gehört Ctenochasma[4]), die durch einen stark verlängerten Kiefer, durch zahlreiche haardünne Zähne und dichten, leichten Knochenbau charakterisiert ist, gleichfalls zu den Pterodactylen, doch ist die Frage noch nicht spruchreif.

---

[1]) Plieninger, Die Pterosaurier der Juraformation Schwabens. Palaeontographica 1907. (Hier die ganze übrige Literatur.)

[2]) Zittel, Über Flugsaurier. Palaeontographica. Cassel 1882.

[3]) Seeley, On an Ornithosaurian from the Purbeck Limestone. Quart. Journ. Geolog. Soc. London 1875.

[4]) Broili, F., Ctenochasma gracile. Geognostische Jahreshefte, Bd. XXIX bis XXX. München 1919.

Die langschwänzigen Flugsaurier unterscheiden sich von den kurzschwänzigen im Schädel durch ihre zunehmend stärkere Bezahnung und ihre Folgen, also das Stärkerwerden des Maxillare und die Verringerung der Nasenöffnung und der Praeorbitalöffnung, und diese Veränderungen treten besonders bei einem Vergleiche von Parapsicephalus[1]) mit Rhamphorhynchus Kokeni[2]) hervor. Parapsicephalus, Campylognathus[3]), Scaphognathus[4]), Dorygnathus[5]) und Rhamphorhynchus[6]) bilden in dieser Hinsicht eine schöne biologische Reihe. Auch bei den langschwänzigen Flugechsen läßt sich wieder dieselbe zunehmende Schrägstellung des Quadratums verfolgen wie bei den kurzschwänzigen Formen. Besonders gerade steht das Quadratum bei Dimorphodon[7]), dessen Schädel nur ein dünnes Knochengerüst ist. Infolge der Stiftzähne seines Unterkiefers und seines leichten Schädelbaues weicht jedoch Dimorphodon von den übrigen Formen etwas ab und steht isoliert. Ein Vergleich der Rotation des Quadratums der Flugechsen und Krokodile zeigt in schöner Weise, wie zwei durch den Besitz einer Praepubis in gewisser Hinsicht ähnliche Gruppen dasselbe mechanische Problem, nämlich die Fortleitung des auf das Quadratum wirkenden Druckes auf verschiedene Weise lösen können. Bei den Krokodilen rotiert das Quadratum gegen hinten, bei den Pterosauriern jedoch gegen vorne; in beiden Gruppen der Flugsaurier erfolgt aber die Lösung des Problems trotz der verschiedenen Zahn- und Kieferentwicklung in derselben Weise (latente Homoplasie).

Das von den Elementen des Atlasringes umfaßte Odontoideum ist bei den langschwänzigen Formen lateral noch sichtbar (Rhamphorhynchus). Der Schultergürtel ist bei den langschwänzigen Flugechsen von dem der kurzschwänzigen nicht wesentlich verschieden. Das Ilium ist auch hier lang und niedrig, die Pubis mit dem Ischium verwachsen, ein Foramen obturatorium ist bei jenen Formen, wo das Becken gut erhalten ist, nachweisbar; die bei den primi-

---

[1]) Newton, Skull, brain and organisation of a new species of Pterosaurian. Phil. Trans. Roy. Soc. London 1888.

[2]) Plieninger, Die Pterosaurier der Juraformation Schwabens. Palaeontographica 1907.

[3]) Ders., Campylognathus Zitteli ein neuer Flugsaurier. Palaeontographica 1894.

[4]) Meyer, Fauna der Vorwelt; Reptilien des lithograf. Schiefers. Frankfurt 1860.

[5]) Arthaber, Studien über Flugsaurier. Denkschr. Akad. d. Wiss. Wien 1919.

[6]) Zittel, Über Flugsaurier. Loc. cit. 1882. — Meyer, Fauna der Vorwelt. loc. cit. 1860.

[7]) Owen, British fossil Reptiles. London 1849—1884.

tiven Formen breite, daher krokodilartige Praepubis (Dimorphodon) wird später schlank und bandförmig und verwächst mit ihrem Gegenüber (Rhamphorhynchus). Auch in diesem Punkte gibt sich daher eine den kurzschwänzigen Formen parallele Entwicklungsrichtung kund. Ein wesentlicher Unterschied, der beide Gruppen trennt, findet sich darin, daß sich das Metacarpale des Flugfingers bei der langschwänzigen Gruppe im Gegensatze zur kurzschwänzigen fast nicht verlängert, allerdings tritt auch in der kurzschwänzigen Gruppe die große Verlängerung des Metacarpalknochens erst nach der Verlängerung der Phalangen und des Unterarmes, also spät auf. Auch hier ist also das Metacarpale ein der Evolution relativ resistierender Knochen[1]).

Die Liasformen (Dorygnathus, Dimorphodon) haben, wenn man sie mit dem jurassischem Rhamphorhynchus vergleicht, relativ stärkere Füße. So wie die kurzschwänzige Gruppe kulminiert auch die langschwänzige in Seglern mit spitz zulaufenden, schmalen Flügeln.

Diese divergierende Entwicklung innerhalb der Pterosaurier nötigt zur Aufstellung zweier Unterordnungen unter diesen im Ursprunge verwandten Tieren.

Eine langschwänzige Flugsaurierform, die aber viel primitiver ist als alle bisher besprochenen, ist Tribelesodon[2]). Vom Tiere ist wenig bekannt, doch zeigt sich, daß der Flugfinger sehr kurz, die Hinterextremität sehr lang, das Sternum sehr schmal, das Becken groß und die Praepubis sehr breit war. Der Kiefer trug rückwärts mehrzinkige Zähne, was sonst bei keinem Pterosaurier vorkommt. Nopcsa stellt Tribelesodon, der infolge der Kürze seiner Flügel nur ein Fallschirmtier gewesen sein kann, allen Pterosauriern gegenüber.

Für die Einteilung der Pterosaurier ergeben sich so die Unterordnungen Tribelesodontia mit der Familie Tribelesodontidae, die Rhamphorhynchoidea mit den Familien Dimorphodontidae und Rhamphorhynchidae und die Unterordnung Pterodactyloidea mit den Familien Pterodactylidae, Ornithochiridae und Pteranodontidae. Krokodile und Pterosaurier kann man zu einer Oberordnung Praepubici vereinigen.

[1]) Nopcsa, Neubeschreibung des Trias-Pterosauriers Tribelesodon. Palaeontolog. Zeitschrift. Berlin 1922.

[2]) Ders., Neubeschreibung des Trias-Pterosauriers usw. Loc. cit. 1922.

III. Das System der Reptilien

I. Oberordnung Cotylosauria

1. Ordnung Rhizosauria.
   1. Unterordnung Rhizosauria.
      1. Familie Datheosauridae,
      2. Familie Sauravidae.
2. Ordnung Seymouriamorpha.
   1. Unterordnung Seymouriamorpha.
      1. Familie Seymouridae.
3. Ordnung Cotylosauria.
   1. Unterordnung Pareiasauria.
      1. Familie Diadectidae,
      2. Familie Pareiasauridae (U. F. Pareiasaurinae, Elgininae),
      3. Familie Procolophonidae (U. F. Procolophoninae, Sclerosaurinae).
   2. Unterordnung Labidosauria.
      1. Familie Captorhinidae (U. F. Labidosaurinae, Pariotichinae),
      2. Familie Limnoscelidae,
      3. Familie Pantylidae.

II. Oberordnung Ichthyopterygia

4. Ordnung Mesosauria.
   1. Unterordnung Mesosauria.
      1. Familie Mesosauridae.
5. Ordnung Ichthyosauria.
   1. Unterordnung Omphalosauria.
      1. Familie Omphalosauridae.
   2. Unterordnung Ichthyosauria.
      1. Familie Longipinnatidae (U. F. Shastasaurinae, Stenopteryginae),
      2. Familie Latipinnatidae (U. F. Mixosaurinae, Eurypteryginae).

III. Oberordnung Testudinata

6. Ordnung Eunotosauria.
   1. Unterordnung Eunotosauria.
      1. Familie Eunotosauridae.

7. Ordnung Testudinata.
  1. Unterordnung Amphichelyia.
    1. Familie Triassochelydae,
    2. Familie Proterochersidae,
    3. Familie Pleurosternidae (U. F. Baeninae, Pleurosterinae, Tretosterninae),
    4. Familie Plesiochelyidae (U. F. Plesiochelynae, Kallokibotioninae),
    5. Familie Thalassemyidae
  2. Unterordnung Pleurodira.
    1. Familie Pelomedusidae*,
    2. Familie Chelydae*,
    3. Familie Bothremydidae,
    4. Familie Miolanidae.
  3. Unterordnung Cryptodira.
    1. Familie Chelydridae*,
    2. Familie Dermatemydidae (U. F. Cinosterninae, Dermatemydinae)*,
    3. Familie Testudinidae (U. F. Emydinae, Testudininae)*,
    4. Familie Chelonidae (U. F. Lytolominae, Cheloninae, Dermochelyinae)*,
    5. Familie Trionychidae (U. F. Anosteirinae, Trionychinae)*.

IV. Oberordnung Theromorpha

8. Ordnung Theriodontia.
  1. Unterordnung Therocephalia.
    1. Familie Scylacosauridae,
    2. Familie Lycosuchidae,
    3. Familie Whaitsidae.
  2. Unterordnung Gorgonopsida.
    1. Familie Scaloposauridae,
    2. Familie Gorgonopsidae (U. F. Gorgonopsinae, Lycosaurinae.
  3. Unterordnung Gomphognathia.
    1. Familie Cynognathidae (U. F. Cynognathinae, Gomphognathinae),
    2. Familie Bauriamorphidae.

9. Ordnung Chainosauria.
   1. Unterordnung Dromasauria.
      1. Familie Palaeohatteridae.
      2. Familie Dromasauridae.
   2. Unterordnung Anomodontia.
      1. Familie Endothiodontidae,
      2. Familie Geikiidae (U. F. Geikiinae, Cistecephalinae),
      3. Familie Dicynodontidae (U. F. Gordoninae, Dicynodontinae, Lystrosaurinae).

10. Ordnung Dinocephalia.
    1. Unterordnung Titanosuchoide.
       1. Familie Rophalodontidae,
       2. Familie Titanosuchidae.
    2. Unterordnung Tapinocephaloidea.
       1. Familie Tapinocephalidae,
       2. Familie Deuterosauridae.

V. Oberordnung Pelycosauria

11. Ordnung Pelycosauria.
    1. Unterordnung Ophiacodontia.
       1. Familie Ophiacodontidae.
    2. Unterordnung Dimetrodontoidea.
       1. Familie Poliosauridae (mehrere U. F.),
       2. Familie Clepsydropidae (U. F. Sphenacodontinae, Clepsydropinae, Dimetrodontinae).
    3. Unterordnung Thalattosauria.
       1. Familie Thalattosauridae.
    4. Unterordnung Edaphosauroidea.
       1. Familie Caseidae,
       2. Familie Edaphosauridae,

VI. Oberordnung Dranitcsauria

12. Ordnung Placodontia.
    1. Unterordnung Placodontoidea.
       1. Familie Cyamodontidae (U. F. Placochelynae, Cyamodontinae),
       2. Familie Placodontidae.

13. Ordnung Sauropterygia.
    1. Unterordnung Trachelosauria.
        1. Familie Trachelosauridae.
    2. Unterordnung Nothosauria.
        1. Familie Neusticosauridae (mehrere U. F.),
        2. Familie Nothosauridae (U. F. Nothosaurinae, Simoedosaurinae).
    3. Unterordnung Plesiosauria.
        1. Familie Elasmosauridae (U. F. Plesiosaurinae, Elasmosaurinae, Rhomalosaurinae),
        2. Plesiosauridae (U. F. Simolestinae. Pliosaurinae, Trinacromerinae).

VII. Oberordnung Parapsida

14. Ordnung Areoscelidae.
    1. Unterordnung Areoscelia.
        1. Familie Areoscelidae.
    2. Unterordnung Acrosauria.
        1. Familie Pleurosauridae.

    Incertae sedis: Familie Broomidae.

15. Ordnung Squamata.
    1. Unterordnung Lacertilia.
        1. Familie Lacertidae (U. F. Agaminae, Iguaninae, Geckoninae, Uroplatinae usw.)*,
        2. Familie Platynotidae (U. F. Helodermatinae, Varaninae)*,
        3. Familie Dolichosauridae (U. F. Aigialosaurinae, Dolichosaurinae, Mesoleptinae),
        4. Familie Pythonomorphidae,
        5. Familie Chameleontidae (U. F. Chameleoninae, Brookesinae).
    2. Unterordnung Ophidia.
        1. Familie Cholophidae (U. F. Archaeophinae, Palaeophinae, Pachyophinae),
        2. Familie Angiostomatidae (U. F. Glauconinae, Typhlopinae)*,
        3. Familie Alethinophidae (U. F. Pythoninae, Colubrinae, Viperinae, Ilysiinae, Uropeltinae)*.

VIII. Oberordnung Diaptosauria

16. Ordnung Rhynchocephalia.
    1. Unterordnung Sphenodontia.
        1. Familie Sphenodontidae (U. F. Sphenodontinae, Saphaeosaurinae)*.
    2. Unterordnung Choristodera.
        1. Familie Champsosauridae.
    3. Unterordnung Rhynchosauria.
        1. Familie Rhynchosauridae (U. F. Howesinae, Rhynchosaurinae).
17. Ordnung Thecodontia.
    1. Unterordnung Eosuchia.
        1. Familie Younginidae.
    2. Unterordnung Pseudosuchia.
        1. Familie Proterosuchidae,
        2. Familie Ornithosuchidae (U. F. Ornithosuchinae, Euparkerinae, Scleromochlinae).
    3. Unterordnung Parasuchia.
        1. Familie Aëtosauridae (U. F. Aëtosaurinae, Stegominae),
        2. Familie Belodontidae (U. F. Mystriosuchinae, Phythosaurinae).
    4. Unterordnung Proterosauria.
        1. Familie Proterosauridae.
    5. Unterordnung Pelycosimia.
        1. Familie Erythrosuchidae,
        2. Familie Desmatosuchidae.

IX. Oberordnung Dinosauria

18. Ordnung Saurischia.
    1. Unterordnung Pachypodosauria.
        1. Familie Thecodontosauridae,
        2. Familie Anchisauridae,
        3. Familie Plataeosauridae.
    2. Unterordnung Coelurosauria.
        1. Familie Halopodidae (U. F. Halopodinae, Podokeosaurinae),
        2. Familie Coeluridae (?),
        3. Familie Compsognathidae (U. F. Procompsognathinae. Compsognathinae, Ornithomiminae).

3. Unterordnung Megalosauria.
   1. Familie Teratosauridae,
   2. Familie Megalosauridae,
   3. Familie Spinosauridae,
   4. Familie Tyrannosauridae.
4. Unterordnung Sauropoda.
   1. Familie Morosauridae,
   2. Familie Cetiosauridae,
   3. Familie Diplodocidae.

19. Ordnung Orthopoda.
1. Unterordnung Poposauria.
   1. Familie Poposauridae.
2. Unterordnung Ornithopoda.
   1. Familie Kalodontidae (U. F. Hypsilophodontinae, Camptosaurinae, Iguanodontinae),
   2. Familie Trachodontidae (U. F. Protrachodontinae, Trachodontinae).
3. Unterordnung Thyreophora.
   1. Familie Stegosauridae (U. F. Scelidosaurinae, Stegosaurinae),
   2. Familie Ceratopsidae (U. F. Leptoceratopsinae, Ceratopsinae, Monocloninae),
   3. Familie Acanthopolidae (U. F. Struthiosaurinae, Ankylosaurinae).

X. Oberordnung Praepubici

20. Ordnung Crocodilia.
1. Unterordnung Procrocodilia.
   1. Familie Sphenosuchidae,
   2. Familie Erpetosuchidae.
2. Unterordnung Crocodilia (die Klassifikation noch unbefriedigend).
   1. Familie Amphicoelidae (?),
   2. Familie Teleosauridae,
   3. Familie Geosauridae,
   4. Familie Procoelidae (U. F. Gavialinae, Crocodilinae)*.

Incertae sedis: Psephodermatidae.

21. Ordnung Pterosauria.
    1. Unterordnung Tribelesodontia.
        1. Familie Tribelesodontidae.
    2. Unterordnung Ramphorhynchoidea.
        1. Familie Dimorphodontidae,
        2. Familie Ramphorhynchidae.
    3. Unterordnung Pterodactyloidea.
        1. Familie Pterodactylidae.
        2. Familie Ornithocheridae (mehrere U. F.?),
        3. Familie Pteranodontidae (U. F. Nyctosaurinae, Pteranodontinae).

Die genauere Begründung der in obiger Liste angeführten Unterfamilien ergibt sich für die fossilen Formen größtenteils aus dem Text, bei den rezenten Formen hingegen entsprechen die Unterfamilien der obigen Liste meist den verschiedenen Familien der Herpetologen. Man sieht, da die lebenden Formen in der obigen Liste durch einen Stern (*) bezeichnet wurden, wie wenig Fragmente der Reptilklasse heute noch leben. Eine Übereinstimmung in der Klassifikation der rezenten und fossilen Reptilien läßt sich dadurch erzielen, daß man alle die Familien der obigen Kolonne zu Oberfamilien erhebt, da es sich aber nur um eine Formsache handelt, kann dies wohl unterbleiben. Das wesentliche der Familien obiger Klassifikation ist, daß sie womöglich Vertikalschnitte im Stammbaume sind und divergierende Phyla trennen, wogegen die Unterfamilien, soweit es überhaupt nur anging, Entwicklungsstadien zeigen, also Horizontalschnitte sind.

Nachdem auf diese Weise die wesentlichen Gründe für die Aufstellung der Familien und Ordnungen gegeben wurden, handelt es sich noch darum, die weitere Zusammenfassung der einzelnen Ordnungen der Reptilien zu Oberordnungen zu rekapitulieren. Da sich das zoologische Material seit Linnés Klassifikation riesig vermehrt hat, sprengt es sein Gefäß, das heißt die Systematik. Das Zusammenfassen der Rhizosauria, Seymouriamorpha und Cotylosauria zu einer größeren Gruppe Cotylosauria scheint aus dem Grunde motiviert, weil bei diesen bei völlig geschlossenem Schädeldache der Schultergürtel höchst kompliziert ist, weil er zum Teil noch Sculptur aufweist und ein stärkerer Panzer noch mangelt.

Das Zusammenfassen der Mesosaurier und Ichtyosaurier zu einer Oberordnung Ichthyopterygia ist natürlich dadurch be-

dingt, daß aus den ersteren die letzteren entstanden und es überhaupt nicht feststeht, ob die Mesosaurier in der Tat eine eigene Ordnung der Reptilien bilden, denn gerade die Umformung semiaquatischer Tiere erfolgt sehr rasch, wobei ich auf die Evolution der Pythonomorphen verweise.

Die Vereinigung der Eunotosaurier als Ahnen der Testudinaten mit diesen als Testudinata ist durch das Einsetzen der für die Schildkröten so äußerst charakteristischen Panzerbildung bedingt.

Die Theromorphen umfassen eine große Gruppe terrestrer, quadrupeder Tiere, die nur einen unteren Schläfenbogen haben und wiederholt Anklänge an Mammalier zeigen. Dinocephalier, Chainosaurier und Theriodontier bilden zusammen eine recht homogene Gruppe.

Die Pelycosaurier sind trotz gleicher mechanischer Inanspruchnahme der Extremitäten und ähnlichem Hirnbau wegen der andern Modifikation der Schläfenbögen und wegen der andern Reduktion des Beckens von den Theromorphen zu trennen und außerdem treten bei ihnen schon Eigenschaften auf, die teilweise zu den Vögeln führend, sich nur bei einigen ihrer Nachkommen finden, und der zu den Säugetieren führenden Gruppe fehlen.

Daß die Placodontier und Sauropterygier als Dranitesaurier zusammengefaßt werden, hat natürlich seinen Grund darin, daß beide Gruppen, weil von schwachschwänzigen Theromorphen stammend, nur durch Ruderbewegung der Flossen schwammen und weil der gleiche Hirnbau Konvergenzerscheinungen ausschließt.

Als Parapsida fasse ich jene Gruppe von Reptilien zusammen, die starke Anklänge an die Pelycosaurier zeigend, sich durch die Verschmälerung des unteren Schläfenbogens spezialisierten und es dabei zur Bildung von einköpfigen Rippen, procoelen Wirbeln und Pleurodontie, ja sogar Acrodontie brachten: es sind dies Araeoscelier und Squamaten.

Rhynchocephalia und Thecodontia müssen deshalb unter dem Namen Diaptosauria zusammengefaßt werden, weil der Unterschied beider Gruppen eigentlich nur in der Bezahnung liegt, die acrodonten und pleurodonten Zähne aber nur ein fortgeschritteneres Stadium der thecodonten Zähne darstellen und diesem Unterschiede kein grundlegender Wert zukommt.

Alle langhalsigen, eine Schultergürtelreduktion aufweisenden, ursprünglich bipeden, thecodonten Formen, also Saurischier und Orthopoden, fasse ich ungeachtet der Verschiedenheit des Becken-

baues wegen des nämlichen langhalsigen Vorfahrens als Dinosaurier zusammen.

Die aus einer kurzhalsigen, gleichfalls Schultergürtelreduktion aufweisenden Form hervorgegangenen Tiere, denen der Neuerwerb einer Praepubis gemeinsam ist, bilden nach meinem Dafürhalten die letzte, am höchsten entwickelte Oberordnung der Reptilien, die Oberordnung Praepubici.

Will man die Oberordnungen der Reptilien zu Unterklassen zusammenfassen, so kann man die Cotylosaurier und Testudinaten, wie Williston es tat, zu Anapsida vereinen. Die anazygocrotaphen und katazygocrotaphen Reptilien Fürbringers, also die mit bloß einem (oberen oder unteren) Schläfenbogen ausgestatteten Formen, mithin Theromorpha und Dranitesauria, ferner Pelycosauria und Parapsida können als Monozygocrotapha (Gaupp) zusammengefaßt werden, und für alle übrigen mit zwei Schläfenbögen ausgestatteten Reptilien muß der Name Archosauria behalten werden.

IV. Fährten

Eine Übersicht der verschiedenen Gruppen der Reptilien ist keineswegs komplett, ohne die verschiedenen Fährten des Mesozoikums zu erwähnen. Wenngleich auch eine Zuweisung der mannigfachen Fährten zu bestimmten Tieren noch aussteht, so zeigen uns gerade die Fährten, daß vom Karbon bis in die Trias eine große Zahl größerer terrestrer Tiere lebte, von denen wir noch gar nichts wissen. Es genügt an dieser Stelle auf die gigantische karbonische Fährte Onychopus[1]) zu weisen.

Da es den Zweck der vorliegenden Arbeit übersteigt, eine Monographie der mesozoischen Fährten zu geben, sei auch hier nur das wichtigste betont.

Gerade bei den fossilen Fährten ist, wenn man von einigen Arbeiten (Dollo, Lull) absieht, unglaublich viel gesündigt worden. Es wurden sogar zu der Benennung der Fährten nicht nur Namenmonstra verwendet, wie z. B. „Ichnium gampsodactylum tenue freidrichrodanum“, sondern sogar Formeln wie „H1a“. Natürlich kann man sich solche nomenklatorische Ungeheuer noch schwerer merken als einen binären Namen, aber sogar dieses empfindliche Übel ist noch immer relativ besser als die gegenteilige Gewohnheit,

[1]) Martin, H. T., Indications of a gigantic Amphibian in the Coal Measures of Kansas. Science Bulletin Kansas University. Vol. XIII. 1922.

eine Fährte gar nicht zu benennen. Wenn man Fährtennamen konsequent mit Ichnium (ἴχνιον) oder Pous (πους) bildet, dann tritt die wahre Natur des Objektes meist eindeutig hervor und schließlich ist es kein Unglück, wenn es sich später irgendwie herausstellt, daß zwei recht verschieden geformte Fährten dennoch ident sind. So eine Identifizierung verschiedener Fährten ist ohnehin stets ein wirklicher Fortschritt, der für die Biologie des Fährtentieres von Belang ist.

Der beste Beleg für die Behauptung, daß nur eine binäre Nomenklatur für Fährtenbenennungen passe, wird sich ohnehin im Laufe der Arbeit durch das Zitieren der bisherigen Namen geben. Wenn ich Zitate wie „Hickling Manchester Memoirs 1909, Tab. I, Fig. 1“ durch Chelichnus Hicklingi u. dergl. ersetze, wird dies hoffentlich niemand verargen. Da sich die so verschiedenen Methoden fossile Fährten zu behandeln auf die Dauer nicht halten lassen, so bringe ich natürlich schon in dieser Arbeit für relativ viele, verschiedene. längst bekannte Fährten neue Namen in Vorschlag.

Eine Stehspur ist der Ausdruck dessen, wie sich der Schwerpunkt eines Tieres in der Ruhelage vermittels seiner Füße auf den Boden überträgt, eine Fährte repräsentiert das Bild desselben Vorganges während der Bewegung. Bei der Vorwärtsbewegung eines Tieres tritt zu der Körperschwere des Tieres stets noch das Trägheitsmoment hinzu. Da die meisten Abdrücke von Füßen, die wir nur als isolierte Stücke kennen, Ausschnitte von Fährten sind, so kann man sie etwa Fährtenrest oder Spurrest nennen.

Da die Füße eines Quadrupeden, und zwar hauptsächlich eines Reptiles, fast nie lotrecht gegen den Boden stehen, so wird der Druck des Fußes am Boden stets in Komponenten zerlegt. Je nach der Größe des Winkels, in dem die Füße den Boden berühren, muß entweder die horizontale oder die vertikale Komponente dominieren. Für die erstere dieser Komponenten sei im folgenden der Ausdruck Transversaldruck, für die zweite hingegen konsequent der Ausdruck Vertikaldruck gebraucht.

Der Transversaldruck kann, wenn die schräg gehaltenen Beine eines Tieres gegen das Becken fixiert sind, und namentlich wenn das Tier steht, durch den gegen die Körpermitte wirkenden Muskelzug fast gänzlich aufgehoben werden, in jedem andern Falle muß ihn aber die Reibung der Zehen auf der Erdoberfläche neutralisieren. Der Vertikaldruck überträgt sich immer direkt auf das Erd-

reich. Die Tiefe der Fährten wird bei gleichem Gewichte infolgedessen stets durch die Bodenfestigkeit, die Sohlenfläche und die Fußhaltung bestimmt. Wie weit sich das Gewicht eines Tieres in Tranversal- oder Vertikaldruck umsetzt, hängt nur von der Fußstellung desselben ab. Je schräger sich die Extremitäten im allgemeinen gegen einen Boden von gleicher Härte stellen, desto größer wird der Transversaldruck werden. Da nun der Reibungswiderstand der Zehen hauptsächlich rechtwinklig auf ihre Längsachse zunimmt, so stellen sich natürlich von selbst bei allen jenen Arten von Tieren, die schräg liegende Extremitäten haben, die Phalangen quer auf den Transversaldruck. Bei Formen, bei denen infolge der bei Stegocephalen rechtwinklig abstehenden Füße der Transversaldruck metaxonisch verläuft, erfolgt diese Querstellung durch die Abduktion der ersten und fünften Zehe, oder es erfolgt bei vierzehigen Füßen die Querstellung durch ein Klaffen zwischen der dritten und vierten Zehe. Dementsprechend nenne ich die Fährten, bei denen die Zehe 1 und 5 fast gerade gegen einander stehen, stegocephaloid (Tab. VI, Fig. 1), die Fährten jedoch, wo die dritte und vierte Zehe klafft, nenne ich, da so etwas typisch bei Salamandern vorkommt, salamandroid (Tab. VI, Fig. 3a).

Bei Formen, bei denen aus Gründen, die wir noch näher besprechen werden, die Zehen nach vorn rotierten, wird der Transversaldruck bei der Vorwärtsrichtung der Zehen als Drucklinie zwischen den Zehen 4 und 5 verlaufen. Diese schon für stehende Tiere geltende mechanische Wirkung muß sich bei der Bewegung steigern, denn da die Bewegung eines vierbeinigen Tieres eine laterale Schwerpunktverlegung verlangt und jetzt das Trägheitsmoment hinzutritt, so wird natürlich der Lateraldruck bei jedem laufendem Tiere größer. Je schneller die Lokomotion, je größer das Trägheitsmoment und je intensiver die Schwerpunktverlegung, desto größeren Druck haben die querstehenden Zehen zu ertragen, und da die Bodenreibung der Zehen proportional zu ihrer Länge zunimmt, wird diese erhöhte Arbeit ihrerseits wieder eine Verlängerung der Zehen nach sich ziehen. Bei kurzschwänzigen, trägen Lacertiliern sind (ohne Rücksicht darauf, ob sie aufwärts oder etwa horizontal laufen) die vierte und die fünfte Zehe fast gleich lang (Geckoniden, Scinciden), bei den langschwänzigen Formen ist aber, sofern sie schnelle Läufer sind, die vierte Zehe stark verlängert (Varaniden, Iguaniden). Den Fußtypus mit stark verlängerter vierter Zehe nenne ich „lacertoid“. den mit gleichfalls abduzierter fünfter, aber

nur wenig verlängerter vierter Zehe nenne ich, da er sich bei Sphenodon findet, rhynchocephaloid. Diese Namen entsprechen keineswegs systematischen Begriffen, sie weisen vielmehr nur auf Typen.

Es kommen aber noch weitere Faktoren in Betracht. Vor allem stellt das Heben des Körpers mit weit abgespreizten Beinen, wie schon im vorigen Abschnitte auseinandergesetzt wurde, große mechanische Anforderungen an die ventral liegenden Muskeln beider Extremitätenpaare. Auch dieser Faktor modifiziert die Extremitäten, denn einerseits ruft er eine Umformung von Femur und Humerus hervor, andererseits muß er aber zum Bestreben führen, die vier Stützpunkte des Körpers irgendwie näher an den Leib zu bringen. So eine Lageveränderung kann sowohl durch Emporrichten der Beine als auch bei Beibehaltung der horizontalen Lage von Oberarm und Oberschenkel durch Heranführen von Ellenbogen und Knie an die Mittellinie des Körpers erzielt werden. Auch diese Vorgänge müssen, und zwar namentlich der zweite, sich im Baue der Sohle widerspiegeln, denn sie bewirken eine schwache Vorwärtsrichtung der Knie resp. Rückwärtsrichtung der Ellenbogen.

Da bei quadrupeden Tieren der Schwerpunkt des Tieres stets vor dem Becken liegt, kommt bei vorwärts gerichteten Knien den hinteren Extremitäten beim Gehen nicht nur eine tragende, sondern auch eine schiebende Wirkung zu. Solange bei einem Tiere der Fuß rechtwinklig vom Körper absteht, erfolgt die Schiebung des Körpers nur im Becken und Schultergürtel und das Fußgelenk partizipiert daran nicht; da aber der beim Schieben neu aufkommende Druck parallel zu dem ausgespreiztem Daumen und dem kleinen Finger verläuft, so stellt sich in so einem Fall auch eine leichte Rotation des Fußes um seine Längsachse ein. Diese bei rapiderer Gangart sich oft und immer wiederholende Arbeit erzielt eine gewisse Beweglichkeit im Tarsus und auf diese Weise kann dann allmählich auch der Fuß zum Schieben verwendet werden. Auch für den Vorderfuß ergibt sich eine ähnliche, freilich schwächere Arbeit. So etwas kann die Fingerlage verändern und in dem Maße als sich der Fuß resp. die Handachse mehr nach vorn richtet, leistet anch dann der Fuß resp. die Hand immer mehr Arbeit beim Schube. Solange infolge eines noch recht schräge abwärts stehenden Fußes ein starker Lateraldruck die Vorwärtsrichtung der Zehen hemmt, kann die Schubarbeit natürlich nur klein bleiben, sowie

sich aber bei einer steileren Lage des Fußes der Lateraldruck vermindert, werden sich Schubarbeit und Tarsalgelenk entwickeln. Endlich kommt es bei stärker vorwärts rotierten Knien und gegen rückwärts rotierten Ellenbogen dazu, daß durch eine Beugung der Hand (des Fußes) diese Teile den Körper vor- und aufwärts bewegen.

Im Gegensatz zu dem lacertoiden Fuße, bei dem noch die vierte Zehe lang ist, stellt sich bei so einem Fuße, sowie seine Zehen gerade gegen vorn gerichtet sind, wieder metaxonische Arbeit ein, und als Folge dieser Situtation fällt das Maximum der Arbeit nun der dritten Zehe zu. Diese wird an Länge wachsen. Da gerade beim Krokodil der Fuß so eine Arbeit verrichtet, nenne ich Fährten mit etwas verlängerter dritter Zehe, bei denen die Zehen, wie auf den Zeichnungen Huenes, vorwärts schauen, im folgenden krokodiloid (Tab. VI, Fig. 8).

Vergleichen wir nun einmal den Fuß und die Fährte von Iguanodon mit der Fährte eines Krokodils, so sehen wir, daß auch bei der Fährte von Iguanodon die dritte Zehe besonders groß ist, hingegen die erste und die fünfte fehlt. Ich nenne solche Fährten dinosauroid. In diesem Falle wird von der mittleren längsten Zehe eine ausgiebige Schubarbeit verrichtet. Wenn man sich nun fragt, wodurch sich die dinosauroide Spur von jener eines Vogels unterscheidet, so ist die Antwort wirklich schwer. Der gegen rückwärts rotierte Hallux, der bei den Vögeln so viele Gruppen charakterisiert, tritt auch bei den Dinosauriern auf, und so gibt schließlich bloß die Schlankheit der Spur ein unsicheres Merkmal ab. Das einzige gute Moment, das manchmal einen Unterschied zuläßt, liegt in der Breite der Spur, denn bei den bipeden Dinosauriern war das Becken oft relativ breit, bei den Vögeln ist es jedoch wenigstens bei den guten Läufern schmal. Die Beckenbreite und die schräge Lage des Oberschenkels bedingt bei primitiven stehenden Dinosauriern noch einen kleinen Lateraldruck, bei den spezialisierteren und bei den Vögeln kommt jedoch meist ein Lateraldruck nicht mehr vor, ja es tritt sogar ein einwärts gerichteter Druck, nennen wir ihn Medialdruck, auf (Enten). Wenn Tiere dieses Bauplanes sekundär wieder quadruped werden, dann wird natürlich ihre Fußspur wegen der Lage von Ellenbogen und Knie der eines vierbeinigen Säugetieres ähnlich werden; im Fußbaue wird jedoch eventuell die große Anzahl der Phalangen der dritten und vierten Zehe auf das lacertoide Übergangsstadium der Vorfahren weisen.

Bisher zogen wir immer im Laufe der Erörterung nur die gegen die Vögel aufsteigenden Formen heran, bei denen im primitiveren Zustande die Extremitäten schräg gegen den Boden zogen, nun liegen aber, wie wir es im systematischen Teile sahen, in den Pareiasauriern, Dicynodontiern und primitiven Theriodontiern zahlreiche Tiere vor, bei denen die horizontalen oberen, und die vertikalen unteren Abschnitte der Extremitäten gegeneinander genau einen rechten Winkel bilden (vergl. Tab. IV, Fig. 5). Bei so einer Fußstellung wird nur die Bruchfestigkeit des oberen und nur die Druckfestigkeit des unteren Extremitätenabschnittes beansprucht. Da ein Lateraldruck bei solchen Formen fehlt, so liegt bei keiner Zehenlage ein Grund zu einer Zehenverlängerung vor und wenn auch dann bei solchen Formen später die Zehen allmählich gegen vorn rotieren, so bleibt ihre Länge auch so lange gleich, bis sie nicht wieder Schubarbeit verrichten. Ein Lateraldruck tritt nur bei solchen Formen auf, die wie Procolophon und Kannemeyeria zu einer Beinstellung mit schräge abwärts geneigtem Oberarm und Unterarm und noch auswärts stehenden Knien übergehn. Dies zieht dann natürlich eine Vermehrung der Phalangenzahl nach sich. So eine Vermehrung muß jedoch bei Formen, bei denen die Schrägstellung von Femur und Humerus erst nach der gegen die Körperwand erfolgten Rotation von Ellenbogen und Knie eintritt, unterbleiben. Für den mit seinen Zehen vorwärts gerichteten Fuß, der keine verlängerte vierte Zehe aufweist, verwende ich den Ausdruck theromorphoid.

Erst beim theromorphoiden Fußbau kommen jene Zug- und Drucklinien zur Geltung, die Lucae für die vierfüßigen Säugetiere erörtert hat. Die Fährten derartiger Tiere werden Säugetierfährten ähneln und auch die Phalangenzahl wird bei beiden Gruppen dieselbe sein. Daß man aus der relativen Größe der Abdrücke von Hand und Fuß allein nicht auf Zweibeinigkeit schließen darf, geht aus Krokodilfährten klar hervor.

1. Salamandroide und stegocephaloide Fährten

Untersuchen wir nun nach diesen einleitenden Bemerkungen die Schar der fossilen Fußspuren von dem Karbone an, so sehen wir, daß im Karbon eine sehr große Zahl von Spuren auftritt, die den salamandroiden Bau zeigen. An dieser Stelle genügt es,

wenn ich auf Hylopus Hardingi[1]), Cursipes Dawsoni[2]), Dromopus quadrifissus[3]) und Barillopus confusus[4]) weise. Auch Ichnium dolichodactylum Hardaker[5]) (ich schlage hierfür den Namen Hardakichnium dolichodactylum vor) gehört in diese Gruppe. Aus dem entschieden salamandroiden Bau der Fährten muß man auch auf entschieden salamandroide Füße und so auf salamandroide Tiere schließen. Es kommen natürlich nur die Lepospondylia in Betracht, denn einerseits sind gerade sie in dem amerikanischen Karbon, wo sich diese Spuren finden, häufig, dann haben eben sie öfters salamanderartigen Körper. Da die Zehen etwas länger sind als bei den Fährten echter Salamander, werden wir wohl annehmen, daß die Tiere auch etwas flinker waren. Eine Fährte, die auffällig der der jetzigen Salamander gleicht, ist Nasopus quadratus[6]) (Tab. VI, Fig. 3) ferner auch die Fährte, die Pabst als Ichnium anakolydactylum beschrieb[7]). Ich halte es für zweckmäßig, letztere, da sie den Umriß einer fünfblätterigen Blume zeigt, Anthichnium anacolydactylum zu nennen.

Ganz anders sind jene Fährten des Rotliegenden Deutschlands gebaut, die Pabst als Ichniotherium Cottae[8]) und Ichnium sphaerodactylum[9]), Hardakker von Hampstead als „Type H1a“[10]) und Hickling als Acibates Triassae[11]) beschrieben haben. Für Ichnium sphaerodactylum, das mit „H1a“ ident ist, schlage ich den Namen Acibates sphaerodactylum vor. Limopus vagans[12]), dann Baropezia

---

[1]) Matthew, New Species and a new Genus of Batrachian footprints of the Carboniferous. Transact. Roy. Soc. Canada. Ottawa 1905.

[2]) Ders., loc. cit. Ottawa 1905.

[3]) Ders., loc. cit. Ottawa 1905.

[4]) Ders., loc. cit. Ottawa 1905.

[5]) Hardakker, Discovery of fossil bearing horizon in the Permian rocks of Hamstead. Quart. Journ. Geolog. Soc. London 1912.

[6]) Matthew, A new Species and a new genns etc. Loc. cit. 1905.

[7]) Pabst, Die Tierfährten des Rotliegenden Deutschlands. Nova Acta Acad. Leop. Carol. Halle 1908. (Im folgenden als „Pabst Tierfährten“ zitiert.)

[8]) Ders., Tierfährten, S. 387, Fig. 21, S. 389, Fig. 22.

[9]) Ders., Tierfährten, S. 347—360.

[10]) Hardakker, Discovery of fossil bearing horizon etc. Quart. Journ. Geolog. Soc. London 1912.

[11]) Hickling, British permian footprints. Memoirs and Proc. Manchester Literar. and Philos. Soc. 1908—1909.

[12]) Matthew, Attempt to classify palaeozoic batrachian footprints. Proc. and Trans. Roy. Soc. Canada. Ottawa 1903.

abscissa[1]) und Baropezia Sydnensis[2]) sind mit diesem Typus verwandte Formen des Karbons (Tab. VI, Fig. 1, Acibates). Diese Formen zeigen infolge der Einwärtswendung aller Füße auch auf ein Tier, das rechtwinklig zum Körper ausgestreckte Füße, dann auffallend kurze Schrittweite hatte. Es bewegte sich, so wie dies Girard[3]) bei Salamandern beschrieb. Der Rumpf des Tieres war also kurz, doch wurde er beim Gehen stark gekrümmt. Da der Rumpf aller dieser Tiere über dem Boden getragen wurde, kommen die Stereospondyli nicht in Betracht, und deshalb müssen wir denn in diesen plumpen Fährten des Perms zum Teil Spuren von Rachitomen erblicken, die man aus Europa allerdings nur spärlich kennt (Sclerocephalus, Chelydosaurus, Zygosaurus, Actinodon).

Anbetracht der Ähnlichkeit des Fußbaues mancher Diadectiden und Trematopsiden[4]) (Tab. VI, Fig. 1) darf freilich nicht außer acht gelassen werden, daß einige als Ichniotherium Cottae beschriebene Fährten vielleicht von Diadectiden stammen, und da namentlich die von Hausse beschriebenen Wirbeltierreste Sachsens[5]) keine Stegocephalen zu sein scheinen und sich dort auch baropeziaartige Fährten fanden[6]), scheint dies höchst wahrscheinlich. Unterscheidungsmerkmale werden sich ergeben, wenn wir mehr über das Knochengerüst dieser Tiere wissen.

2. Lacertoide Fährten

Auch die ältesten bisher bekannten lacertoiden Fährten stammen aus dem Karbon, sie sind als Neolacerta Missourensis[7]) (Tab. VI, Fig. 5), Dromopus agilis[8]) und — leider muß man sagen — z. T. auch als Hylopus Hardingi (Matthew 1903 non Matthew 1905![9])) beschrieben und abgebildet worden. Da die verlängerte

---

[1]) Ders., Attempt to classify etc. Loc. cit. 1903.

[2]) Ders., Attempt to classify etc. Loc. cit. 1903.

[3]) Girard, Über die Fährten vorweltlicher Tiere. Neues Jahrb. f. Min., Geol. u. Palaeont. 1846.

[4]) Williston, American Permian Vertebrates. Chicago.

[5]) Hausse, Ein Massengrab von Sauriern aus dem Plauen'schen Grunde. Jahresbericht für Berg- und Hüttenwesen im Königr. Sachsen. Freiberg 1902.

[6]) Ders., Fossile Tierfährten im unteren Rotliegenden. Jahresber. für Berg- u. Hüttenwesen im Königr. Sachsen. Freiberg 1910.

[7]) Matthew, Attempt to classify etc. Loc. cit. 1903.

[8]) Ders., Attempt to classify etc. Loc. cit. 1903.

[9]) Ders., Attempt to classify etc. Loc. cit. 1903. (Nicht „Matthew, New Species and Genera of Batrachian footprints. Proc. Trans. Roy. Soc. Canada 1905. Tab. I. Fig. 1 und Tab. VI, Fig. 2".)

vierte Zehe auf relativ hoch erhobenen Körper, daher gut ossifizierte Extremitäten und langen, beweglichen Schweif hinweist, kann man diese Formen nur für von Rhizosauriern stammend halten und da außerdem die Knochen von Eosauravus genau in die Neolacertafährte passen, wurde diese wohl von Eosauravus gemacht. Ein Ichnium pachydactylum minus rossitzense[1]) ist mit der Neolacertafährte nahe verwandt. Neben diesen immerhin auf nicht unbekannte Typen des Karbons hinweisenden Fährten gibt es freilich auch welche, die ganz fremdartig erscheinen, so z. B. der Typus Ornithichnites (Species gallinuloides und culbertsoni[2])). Dies sind dreizehige, zweibeinige Fährten mit stark verlängertem Metatarsus, dessen Erzeuger wir vorläufig auch nicht einmal ahnen können. Wie der Name gallinuloides sagt, erinnern diese Fährten an Vögel, stammen also vielleicht nicht von Stegocephalen. Jedenfalls zeigen sie wieder, wie wenig wir wissen. Ähnlich sind die Ornithopoides genannten Fährten geformt[3]).

Anbetracht der recht ariden Natur des Rotliegenden fällt es nicht auf, wenn sich auch dort Fährten finden, die auf schnell laufende Tiere weisen. Sie sind als Ichnium gampsodactylum[4]) bekannt. Hardakker hat aus England Zeichnungen über diesen Typus in 1912 ebenfalls publiziert, bei diesen ist jedoch die vierte Zehe etwas länger[5]). Ich will den Typus Eumekichnium nennen. Als Speziesbezeichnung kann Eumekichnium gampsodactylum und Eumekichnium pachydactylum gelten. Für Hardakkers Form schlage ich den Namen Eumekichnium longipollex vor. Untersucht man, welche unter den permischen Tieren einen diesen Fährten entsprechenden Fußbau haben, so kommen in erster Linie Datheosaurus, dann die Areoscelier in Betracht. Da uns Kadaliosaurus und Datheosaurus aus dem Rotliegendem bekannt sind, so läßt sich mit ziemlicher Gewißheit behaupten, daß die Fährten aus diesen Gruppen stammen müssen. Außer diesen Tieren kommen als Tiere von ähnlichem Bau noch die Pelycosaurier in Betracht, und auch die Protorosaurier haben wohl ähnliche Fährten erzeugt, doch war bei diesen der vierte Finger weniger verlängert. Als

---

[1]) Pabst, Tierfährten. S. 428.

[2]) King, Description of fossil foot marks found in the carboniferous of Westmooreland. Amer. Journ. of Science. 1845. — Moodie, Vertebrata footprints from the lower Permian of Kansas. Amer. Journ. of Science. 1913.

[3]) Matthew, New Species and Genus of Batrachian footprints. Loc. cit. 1905.

[4]) Pabst, Tierfährten. Tab. XXIII, Fig. 1; Tab. XXXIV, Fig. 1.

[5]) Hardakker, Discovery of fossil bearing horizon etc. Loc. cit. 1912.

Pelycosaurier-Fährten können infolge dieser Differenz die größere Ichnium Gampsodactylum-Fährte Hardakkers[1]) und ein Teil von Pabsts Ichnium gampsodactylum[2]) (Ichn. gampsodact. albendorfense, Ichn. gampsodact. friedrichrodanum) gelten. Letzteren Typus kann man zum Unterschiede von dem anderen Gampsodactylum albendorfense und Gampsodactylum friedrichrodanum nennen.

Auch Procolophon ist ein Tier, bei dem die vierte Zehe etwas länger ist als die dritte und fünfte und da nun in 1904 Seeley[3]), als von Middelburg stammend Fährten beschrieb, in welche die Procolophonknochen passen und die Procolophonzone selbst ebenfalls bei Middelburg vorkommt[4]), so scheint es ob die von Seeley beschriebenen Fährten zu Procolophon gehören würden. Der Typus kann Procolophonichnium genannt werden (Tab. VI, Fig. 6).

3. Theromorphoide Fährten

Hardakker beschrieb im Jahre 1912 eine Fährte, die er Ichnium sphaerodactylum nannte, und die zwar Trommelschlägerfinger aufweist, jedoch lange schlanke Phalangen[5]). Von Ichniotherium Cottae ist diese schlankfingerige Fährte total verschieden, denn vor allem ist der Ballen der Hand stärker entwickelt (wenn dies bloß auf das tiefere Einsinken im Gestein zurückginge, müßte sich das gleiche auch an den Zehen zeigen), dann sind die Phalangen schlanker, endlich steht die fünfte Zehe weniger stark ab (Tab. VI, Fig. 2). Diese Summe von Differenzen weist auf einen Typus, der kein krallenbewehrtes Raubtier war, der eine verlängerte vierte Zehe hatte und nur langsam lief. Suchen wir nun, was für Tiere der Trias so gebaut sind, daß sie Fährten wie diese erzeugen konnten, so finden wir sie in den Cotylosauriern (Tab. VI, Fig. 2a, Disparactus). Die Stumpfklauigkeit ist gerade bei den Diadectiden, dann aber auch Sclerosaurus ein recht auffallender Zug, bei den Vorfahren von Sclerosaurus fand sich lacertoider Bau, und deshalb halte ich, bis ein Gegenbeweis vorliegt, Hardakkers Ichnium sphaero-

---

[1]) Ders., Discovery of fossil bearing horizon etc. Loc. cit. 1912.

[2]) Pabst, Tierfährten. Tab. XXVIII, Tab. XXX und Tab. XXIV.

[3]) Seeley, Footprints of small fossil Reptiles from the Karroo rocks. Ann. Mag. Nat. Hist. London 1904.

[4]) Haughton, A review of the reptilian fauna of the Karroo. Transact. Geol. Soc. S. Africa. 1919.

[5]) Hardakker, Discovery of fossil bearing horizon etc. Loc. cit. 1912.

dactylum, den ich Korynichnium Hardakkeri nenne, für eine Cotylosaurier-Fährte.

Für Fährten von Theromorphen oder Dicynodontiern hat man jene Fährten zu halten, bei denen mit einer auffallenden Parallelrichtung der Phalangen eine ziemlich gleiche Länge einhergeht. Diese Züge entsprecchen der Phalangenformel 2-3-3-3-3 und zeigen, das kein Lateraldruck vorlag. Je nachdem sie freie Krallen oder stärkere Schwimmhäute zeigen, muß man sie als Spuren aquatischer und terrestrer Tiere trennen. Da von Lystrosaurus feststeht, daß er ein ausgesprochenes Wassertier war, da er aber von den Dicynodontiern stammte, so kann man die mit Schwimmhäuten versehenen Fährten vielleicht für dicynodontid halten, die andern, an denen man oft freie Zehen erkennt, könnte man als theriodontid deuten. Als dicynodontid könnte in so einem Falle Chelichnus megachirus[1]), Chelichnus ambiguus[2]), Batrachichnus Lyelli[3]), Herpetichnus Bucklandi[4]) und eine von Huxley in 1859 beschriebene Fährte[5]) gelten (Tab. VI, Fig. 10). Mit diesem Typus sind mehrere Fährten verwandt, die von Hickling in 1909 abgebildet wurden[6]). Vielleicht stammen diese Fährten von gordoniaartigen Tieren. Zum Vergleiche ist der Fuß von Eurycarpus (Tab. VI, Fig. 10a) abgebildet worden.

Sehr eigentümlich ist eine typische Fußspur des Perms, die Pabst in 1905 als Ichnium pachydactylum ungulatum beschrieb[7]), und von der dann eine Abart gleichfalls von Pabst in 1908 als Ichnium acrodactylum (Saurichnites Leisnerianus Genitz[8])) wieder beschrieben wurde. Den Typus Ichn. pachydactylum ungulatum machte aus England Hardakker unter der Bezeichnung H2b in 1912 bekannt[9]). Hickling beschrieb im Jahre 1909 eine ähnliche Fährte unter dem Namen Herpetichnus loxodactylus[10]). Als Namen

[1]) Hickling, British Permian footprints. Manchester Memoirs 1908—1909.

[2]) Ders., British Permian etc. Loc. cit. 1908—1909.

[3]) Ders., British Permian etc. Loc. cit. 1908—1909.

[4]) Ders., British Permian etc. Loc. cit. 1908—1909.

[5]) Huxley, On Stagenolepis. Quart. Journ. Geol. Soc. London 1859.

[6]) Hickling, On Footprints from the Permian of Mansfield. Quart. Journ. Geol. Soc. London 1906.

[7]) Pabst, Beiträge zur Kenntnis der Tierfährten. Zeitschr. deutsch. geolog. Gesell. Berlin 1905.

[8]) Pabst, Tierfährten. Tab. XII, Fig. 2. Tab. XIII, Fig. 2.

[9]) Hardakker, Discovery of fossil bearing horizon etc. Quart. Journ. Geol. Soc. London 1912.

[10]) Hickling, British Permian footprints. Loc. cit. 1908—1909.

haben in Zukunft Herpetichnum ungulatum, H. acrodactylum und H. loxodactylum zu gelten. Das Charakteristische dieser Fährte ist an den Hinterfüßen die Schiefstellung der Krallen gegen die Zehen. Gerade dieser Zug kommt bei Schildkröten, also bei Tieren vor, die sich einerseits nur schwer über den Boden schieben, andrerseits aber ihren Körper hierbei durch schräges Aufstemmen der Extremitäten mühsam erheben. Freilich ist die Annahme, daß so ein langsames Tier ein Raubtier gewesen wäre, trotzdem nicht von der Hand zu weisen. So schließen wir diesen Typus, als vielleicht von Therodontiern stammend, an die Dicynodontier an. Auch Beasleys Typen F_2 und F_3 (ich proponiere Onkichnium[1])) scheinen von Tieren zu stammen, die die Phalangenformel 2-3-3-3-3 hatten, also wohl Theromorpha waren.

Nicht uninteressant ist es, daß sich auch im Jura von Solenhofen wiederholt Fährten gefunden haben, die an diesen Typus erinnern. Einige wurden von Walther als Ichnium megapodium beschrieben[2]). Der Liebenswürdigkeit Professors Broili verdanke ich den Abklatsch einer solchen zusammenhängenden Fährte der Münchener Palaeontologischen Staatssammlung. Man sieht, daß sie von einem Tiere stammt, dessen Schrittlänge sich zur Körperbreite wie 4 : 3 verhielt, das Tier also kurz und breit war. Da die Eindrücke der beiden Füße einer Seite voneinander gleichweit abstehen, weist dies wieder darauf hin, daß das Tier nur kurze Hinterbeine hatte und den Körper beim Gehen auch nicht krümmte, wodurch das rückwärtige Bein irgendwie weiter an das Vorderbein gebracht worden wäre, als seiner Länge entsprach. Das Tier war also kurz und breit und hatte starren Rücken. Die Fährte selbst besteht aus einem kleineren Fuße mit rückwärts halbkreisförmigen und vorn gerade abgeschnittenen Ballen, an den sich fünf lange schlanke Krallen schließen. An dem größeren Fuße war der Ballen rückwärts mehr gestreckt, der Krallenansatz aber der gleiche. Beide Füße schleiften beim Gehen öfters am Boden. Da sich alle die hier ganz kurz angeführten Merkmale im Jura nur bei Schildkröten finden, stammt die Fährte wohl von einer großen bekrallten Thalassemyide. Die Ähnlichkeit dieser

[1]) Beasley, Footprints from the Trias Part. V. Rep. Brit. Ass. Adv. Science for 1907. — Ders., Footprints from the Trias Part. II Rep. Brit. Ass. Adv. Science for 1904.

[2]) Walther, J., Die Fauna der Solenhofner Plattenkalke. Festschrift für E. Haeckel. Jena 1904.

Fährte mit einem Acrodactylum des Perms[1]) ist so in die Augen springend, daß man in diesem fast eine Schildkröte erblicken möchte, wenn nicht Vorder- und Hinterfuß viel näher stehen würden. Ich nenne die Jura-Fährte Emydichnium.

Zu welcher Gruppe von Reptilien Lulls Laoporus[2]) genannte, die Phalangenformel 2-3-3-3-3 besitzende Fährte gehört, läßt sich vor der Hand nicht bestimmen. Es liegt scheinbar der Fährtenabdruck eines grabenden Tieres vor.

4. Rhynchosauroide Fährten

Im Gegensatze zu Maidwell[3]) und auch dann zu Beasley[4]), die einige mit Schwimmhäuten versehene langzehige Fährten zu den Rhynchosauriern stellen (Rhynchosauroides membranipes), möchte ich diese für von Neusticosauriern stammend halten. Die Länge der einzelnen Finger stimmt bei diesen Fährten recht gut mit Neusticosaurus und die biologischen Umstände stimmen auch. Statt Rhynchosauroides, welchen Namen man gut für die Rhynchosaurierfährten behält, schlage ich Pontopus vor, der Speziesname membranipes bliebe für den Typus Maidwells. [Black bildete solche Fährten schon in 1846 ab[5]).

Für rhynchosauroid hält Beasley in 1907[6]) einen kurzen lacertoiden Fuß (Typus D7), an dem die vierte Zehe relativ kurz ist, und da bei den Rhynchosauriden der Schwanz relativ kurz ist und die relative Zehenlänge (vergl. Tab. VI, Fig. 9) mit jener der Fährte übereinstimmt, dürfte es sich tatsächlich um Rhynchosaurusfährten handeln. Rhynchosauroides Beasleyi (Tab. VI, Fig. 9), wie ich diese Fährte nenne, ist daher zu den Rhynchocephalen zu stellen und mit ihm scheint der Rhynchosauroides von Maidwell (R. Maidwelli[7]) nov. spec.) ziemlich nahe verwandt. Auch unter den von Pabst[8]) abgebildeten Fährten findet sich gar manche, die

[1]) Pabst, Tierfährten. Tab. XIV, Fig. 2.

[2]) Lull, R. S., Fossil footprints from the Grand Canyon of Colorado. Amer. Journ. of Science 1918.

[3]) Maidwell, Notes on Footprints from the Keuper. Proceed. Liverpool. Geol. Soc. 1914.

[4]) Beasley, Footprints from the Trias Part. II. Rep. Brit. Ass. Adv. Science 1904. — Ders., Notes on examples of footprints of the Trias. Proc. Liverpool Geol. Soc. 1900.

[5]) Black, Observations on a Slab of New Red Sandstone. Quart. Journ. Geol. Soc. London 1846.

[6]) Beasley, Footprints from the Trias Part. V. Brit. Ass. Adv. Science for 1907.

[7]) Maidwell, Notes on Footprints etc. 1914. Tab. IV, Fig. 8.

[8]) Pabst, Tierfährten.

einen gleichen Charakter aufweist, die typischste ist wohl jene, die in seiner Monographie auf Tab. XXVI, Fig. 1 als Ichnium gampsodactylum Kabarzenze abgebildet wurde. Da leider von dieser Fährte vorläufig nur feststeht, daß sie von einem kurzschwänzigem, sich aber lacertaartig bewegendem Tiere herrührt und sonst an Gampsodactylum erinnert, sie ferner viel älter ist als die Fährte von Rhynchosaurus, möchte ich sie vorläufig bei Gampsodactylum belassen und zwar als Spezies Gampsodactylum kabarzense.

5. Crocodiloide Fährten

Im Übergangsstadium, in dem sich aus einem lacertoiden Fuß allmählich der crocodiloide entwickelt, muß es einen Fuß- und Fährtentypus geben, bei dem die vier ersten Zehen schon parallel gerichtet sind, die fünfte nicht mehr stark absteht, aber die vierte noch immer etwas länger ist als die dritte. So einen Fußbau zeigt die triadische Euparkeria. Diesem Fußbau (Tab. VI, Fig. 4a) entsprechende Fährten beschrieb Beasley[1]) aus der Trias Englands als D 3. Auch in England kommen mit Euparkeria nahe verwandte Tiere vor. Da dieser Fährtentypus den lacertoiden in ausgezeichneter Weise mit dem crocodiloiden verbindet, will ich ihn Synaptichnium nennen, und als Speziesnamen schlage ich pseudosuchoides vor (Tab. VI, Fig. 4).

Dadurch, daß bei parallelen und stark zusammengedrängten Zehen nicht mehr die vierte Zehe, sondern die dritte die längste ist, sind unter den Fährten der Trias gar manche als crocodiloid kenntlich. Die meisten beschrieb Lull. Hierher gehören Sheppardia[2]), dann Batrachopus[3]) und Cheritheroides[4]). Einen ganz ähnlichen Bau zeigt eine von Winkler als Chirotherium minus beschriebene Fährte[5]), dann eine weitere, die Maidwell[6]) in 1914 abbildete und beschrieb. Fährten dieser Art sind nur aus der Trias bekannt. Für Batrachopus und Cheritheroides hat schon Lull

---

[1]) Beasley, Footprints from the Trias Part. II. Rep. Brit. Ass. Adv. Science. 1904.

[2]) Lull, Triassic Life of the Connecticut Valley; State of Connecticut; State Geolog. and Natural Hist. Survey Bullet. 24. Hartford 1915. (Im folgenden als „Lull Bull 24" zitiert.)

[3]) Lull, Bull 24.

[4]) Lull, Bull 24.

[5]) Winkler, Etude ichnologique sur les empreintes de pas d'animeaux fossiles. Archive Musée Teyler. Harlem 1886.

[6]) Maidwell, Notes on footprints from the Keuper. Proc. Liverpool Geol. Soc. 1914. Tab. IV, Fig. 10.

in 1915 erkannt, daß sie von Aëtosauriern stammen, für Sheppardia, glaube ich, gilt das gleiche. Chirotherium minus möchte ich Krokodilipus nennen.

6. Dinosauroide Fährten

Aus den permischen und namentlich aber den triadischen Schichten Deutschlands liegt eine Reihe von Fährten vor, bei denen die Hinterfüße die vorderen bedeutend übertreffen, bei denen sich aber die drei mittleren Zehen des Fußes zueinander etwa ähnlich verhalten wie bei Batrachopus. Auch der fünffingerige Vorderfuß, der sich manchmal in der Form eines halben zehnstrahligen Sternes abdrückt, ist mit dem Fuße von Cheritheroides vergleichbar. Was Chirotherium außer seiner Größe vom Typuse Batrachopus unterscheidet, ist die rechtwinkelig und daumenartig abstehende fünfte Zehe[1]). Die nicht regelmäßig vorhandene Rückwärtsbiegung dieser Zehe liegt die Vermutung nahe, daß ihr eine feste Knochenstütze fehlte, die Richtung der übrigen Zehen weist klar darauf hin, daß das Tier die Zehen vorwärts stellte, also mit vorwärts gerichteten Knien einherging.

Sehr wichtig ist, daß Chirotherium, allerdings nur auf glitscherigem Boden die Fußspitzen gegen außen drehte. Dies zeigt, daß bei normaler Gangart seine Knie nicht schräge gegen außen, sondern gerade gegen vorn gedreht waren, das Tier trug also den Körper hoch. Die Langschweifigkeit der permischen Chirotheriumtiere ist an dem Schwanzabdrucke erkennbar und bei einem Abdrucke des Perm sieht man noch Spuren der grob granulierten Haut. Alles zusammen läßt sich leider nur sagen, daß das Chirotheriumtier zwar nicht bekannt ist, aber wahrscheinlich zu den Archosauriern gehört, vielleicht war es ein Pelycosimier. Da bei den Plateosauriden der Fuß eine biegsame und dabei verkümmerte fünfte Zehe aufweist, die bloß kleine Knochenkerne enthält, da sich ferner partielle Bipedie bei Thecodoniern und Saurischiern findet, endlich die Plateosaurier in der oberen Trias schon sehr häufig sind, so liegt immerhin zwischen Chirotherium und Plataeosaurus eine Summe von bedeutenden Ähnlichkeiten vor. Deshalb kann denn auch Chirotherium als die Fährte eines primitiven aber unbekannten Ahnen der Plateosaurier gelten.

Es scheint, als ob man im Genus Chirotherium drei triadische Spezies unterscheiden könnte, die durch die relative Breite der Sohle

[1]) Willruth, Die Fährten von Chirotherium. Dissertation. Halle 1917.

(Sohlenbreite bei der Wurzel des vierten Fingers, Sohlenlänge von der Spitze bis zum rückwärtigen Rand des Ballens des vierten Fingers gemessen) und durch die relative Entwicklung der ersten und fünften Zehe unterscheidbar sind. Bei der Gruppe Ch. Herculis[1]) liegt die fünfte Zehe weit vorn und die erste ist nur wenig kürzer als die zweite, Länge und Breite verhält sich wie 2 : 1. Bei einer zweiten Gruppe Ch. storetonense[2]) sind die Finger bedeutend länger und das Längen- und Breitenverhältnis 3:1, und bei der dritten Gruppe, ich will sie Ch. Beasleyi[3]) nennen (Beasley's Typus L.), sind zwar die Finger ebenso lang und schlank wie bei Ch. Storetonense, doch scheint der erste Finger zu fehlen. Lulls Tarsodactylus[4]) scheint dem Ch. Beasleyi nahe zu stehen.

Für die von Pabst aus dem Perm abgebildeten Fährten, die fast so lang wie breit sind[5]), wird sich vorläufig der Name Chirotherium Pabsti empfehlen. Für die anderen Chirotherien des Rotliegenden, bei denen das Verhältnis unter 2 : 1, aber gut oberhalb der Grenze 1 : 1 liegt[6]), schlage ich den Namen Chirotherium rubrum vor.

Vergleicht man mit Chirotherium das aus der amerikanischen Trias bekannte Otozoum[7]), so sieht man, daß sie einander ähneln. Die Hand ist bei Chirotherium und Otozoum pentadactyl, es fehlt aber Otozoum die fünfte Zehe des Fußes, die jedoch auch bei Chirotherium schon nur aus einem zum großen Teil fleischigen Anhang besteht; hingegen erhielt sich der Ballen der fünften Zehe von Chirotherium bei Otozoum recht gut. Otozoum minus zeigt, daß die Gewichtsverteilung auf den Fuß unter Umständen exaxonisch war, aber nur dieser eine, auch nicht ganz einwandfreie Charakter trennt Otozoum (Tab. VI, Fig. 13) von den Plataeosauriden (Tab. VI, Fig. 13a, Fuß von Plataeosaurus).

---

[1]) Beasley, Notes on the Type specimen of Cheirotherium Herculis. Proc. Liverpool Geol. Soc. 1901. — Winkler, Etude ichnologique etc. Loc. cit. 1886. — Ruppel, Öffentliche Rede gehalten anläßlich des 25jährigen Stiftungsfestes der Senckenberg-Gesellschaft.

[2]) Beasley, Footprints from the Trias Part I. Rep. Brit. Ass. Adv. Sc. 1903. — Abel, Stämme der Wirbeltiere. Berlin 1919. — Haug, Traité de Geologie. Vol. II. Paris 1908—1911. Tab. XCI.

[3]) Beasley, On two footprints from the lower Kenper. Proc. Liverpool Geol. Soc. 1902.

[4]) Lull, Bull. 24.

[5]) Papst, Tierfährten. S. 369.

[6]) Ders., Tierfährten. Tab. XVII.

[7]) Lull, Bull. 24. — Marsh, Dinosaurs of N. America. Rep. U.S. Geol. Surv. 1895.

Durch die starke Reduktion der fünften und partielle Reduktion der ersten Zehe bringt uns der Typus Chirotherium an den Dinosaurier-Typus heran. Den Ausgangspunkt für das Studium der Fährten dieser Gruppe müssen Dollos Studien bilden, der die Iguanodon-Fährte analysierte. Weitere Beiträge lieferte Ballerstedt[1]). Unter dem neuen Namen Struthiopus beschrieb letzterer[2]) eine Fährte eines Iguanodon aus dem Wealden, der eine Zehe verlor. Die von Hitchcock Eubrontes[3]) genannten Fährten, ferner möglicherweise Platypterna digitigrada und dann Cushmans Otophepus und Brontozoum[3]) sind den Iguanodon-Fährten ähnlich, aber mit ihnen nicht ident. Auch Marsh[4]) hat aus dem amerikanischen Jura dreizehige Fährten beschrieben, die von Ornithopodiden stammen dürften, und zwar stammen sie wohl von der dort am häufigsten Form, nämlich Camptosaurus. Da Geranosaurus und Poposaurus beide aus der Trias bekannt sind, gab es sicher schon damals Orthopoda, die wir noch nicht kennen und deshalb gibt es keinen Grund einige der auf schwere, langsame Tiere weisenden tridaktylen Fährten der Trias nicht zu den Orthopoden zu stellen. Sie weisen auf fleischige Füße. Interessant ist, daß bei den Fährten dieser Art mit langer dritter Zehe, die vierte Zehe mehr Phalangen aufweist, dies ist eben ein altes Erbstück der ehemaligen lacertoiden Gangart ihrer Erzeuger.

Unter den durch einen abgewendeten Hallux und verlängerter dritter Zehe charakterisierten triadischen Fährten, wie sich solche namentlich im Connecticut-Sandstein gefunden haben, kann man im Grunde vier Typen unterscheiden: einen[3]) mit sehr schlanken dünnen Fingern und schmalem langem Metatarsus (Palamopus, Exocampe [Tab. VI, Fig. 12], Harpedactylus, Xiphopeza, Plectopterna, Corvipes), dann einen zweiten[3]) Typus, wo die Zehen noch immer schlank sind, sich an ihrer Wurzel aber ein Ballen befindet (Eupalamopus, Polemarchus, Ammopus, Platypterna [Tab. VI, Fig. 7]). Ein dritter Typus[3]) ist durch scharf abgesetzte Fingergelenke, etwas verdickte Zehen und schmalen Metatarsus charakterisiert (Anomoepus, Apatichnus, Anchisauripus, Grallator) und der vierte[3])

[1]) Dollo, Les allures des Iguanodonts. Bull. et. Scientif. de France et Belg. 1905. Ballerstedt, Bemerkungen zu älteren Berichten über Saurierfährten. Centralbl. f. Min., Geol. u. Palaeont. 1914.

[2]) Ballerstedt, Zwei große, zweizehige Fährten hochbeiniger Bipeden. Zeitschr. deutsch. geol. Gesellschaft. Berlin 1921.

[3]) Lull, Bull. 24.

[4]) Marsh, Footprints of jurassic Dinosaurs. Amer. Journal of Science. 1899.

hat endlich im Gegensatze zu den anderen auch scharf abgesetzte Gelenkseinschnitte, aber recht plumpe, relativ kurze Zehen (Sauropus, Gigandipus [Tab. VI, Fig. 11a], Hyphepus). Bei dreien der Typen kann man am Anfange der in den Klammern angeführten Namensreihen solche Formen finden, bei denen die große Zehe gegen vorne schaut (Palamopus bis Harpedactylus, Anomoepus, ferner Sauropus), dann findet man überall Typen mit seitwärts gewendeter großer Zehe (Plectopterna, Eupalamopus, Polemarchus. Apatichnus, Gigandipus), ferner auch oft Formen, bei denen der Hallux fast caudalwärts schaut (Ammopus, Anchisauripus, Hyphepus), und endlich kann man beim ersten und dritten Typus Formen finden, die gar keinen Hallux zeigen (Corvipes, Grallator). Diese gleiche Evolution des Hallux verschiedener Typen zeigt, daß sich die Halluxrotation bei allen den verschiedenen tridaktylen Tieren einstellt, und da wir nun schon durch Lulls Arbeiten wissen, daß Anchisauripus die Fährte des Pachysauriers Anchisaurus ist, und da nun auch des weiteren die Megalosaurier stets eine ausgesprochene Halluxrotation und einen eher massigen Fuß haben, so kann man solche Formen wie etwa Gigandipus für megalosaurierartige Fährten der Trias halten.

Für alle die schlankzehigen Formen der oberen Trias bleibt nach Ausscheidung dieser zwei Typen die Gruppe der Coelurosauria übrig. Da wir durch Huenes Untersuchungen wissen, daß wir innerhalb der Coelurosaurier zwei Typen unterscheiden können, die sich im Baue des Calcaneus unterscheiden, daß ferner jene Gruppe, die einen großen Calcaneus aufweist, sich vorwiegend hüpfend bewegte (Hallopus [Tab. VI, Fig. 12a], Saltopus), so kann man unter den Triasfährten die meist quadrupeden und plantigraden Typen mit den stets stark verlängerten Metatarsen als Fährten von verschiedenen, aber doch hallopusartigen Tieren betrachten, und es ergibt dann diese Betrachtung des weiteren von selbst, daß die Formen mit dem dicken Ballen von schreitenden Coelurosauriern stammen (Procompsognathus; zum Vergleiche Tab. VI, Fig. 7a Fuß von Compsognathus).

Für die Spur eines Coeluriden, aber entschieden nicht, wie Abel[1]) meint, für die Spur des mehr als viermal so großen Compsognathus muß man Oppels Ichnithes lithografica (Walthers Ichnium lithograficium)[2]) halten, die ich Kouphichnium lithograficum

[1]) Abel, Grundzüge der Palaeobiologie der Wirbeltiere. Stuttgart 1912.

[2]) Walther, Die Fauna der Solenhofener Plattenkalke; Festschrift für Haeckel. 1904.

nenne. Ob auch andere Fährten des lithographischen Schiefers, etwa die von Winkler[1]) dem Pterodactylus Kochi zugeschriebene, von Coelurosauriern stammen, bleibt noch zu untersuchen. Bei der von Winkler beschriebenen „Pterosaurierfährte" glaubt man fast mit einem, beim Gehen hochgehobenen Schwanze erzeugte Rinnen und beim Sitzen mit dem niedergelassenen Schwanze erzeugte Federabdrücke unterscheiden zu können. Diese Spur schiede dann als Vogelspur aus der Betrachtung aus. Ein anderer gleichfalls von einem Coelurosaurier erzeugter Fußabdruck ist jene schlankzehige Spur, die Marsh[2]) aus dem amerikanischen Jura beschrieb und die sehr an Argoides erinnert, und Ballerstedt[3]) hat wieder aus dem Wealden Fährten beschrieben, die an Gigandipus gemahnen und offenbar von Megalosauriern stammen (Tab. VI, Fig. 11, Fuß von Allosaurus). Diese Jurafährten sind ein ausgezeichneter Prüfstein dafür, daß die triadischen richtig verteilt wurden.

Merkwürdig wenig ist bisher über die Fährten vierfüßiger Dinosaurier bekannt geworden. Ballerstedt hat eine solche Fährte aus dem Wealden erwähnt und abgebildet. Eine der von Ballerstedt abgebildeten Fährten, für die er den Namen Metatetrapous valdense vorschlägt[4]), zeigt eine vierzehige Hand ohne Ballen und einen etwas größeren vierzehigen, mit Ballen versehenen Fuß, der beim Niederstellen geschleift wurde. Da alle Zehen gleich lang sind und nur schwache Krallen haben, weist dies nicht auf Sauropoda sondern Thyreophora. Aus Amerika ist bloß eine Fährte eines sicher vierfüßigen Dinosauriers bekannt geworden, die Hatcher[5]) auf einen Sauropoden bezieht; da sie seitwärts umgelegte Krallen hat, kann man dieser Bestimmung beipflichten.

Schlußfolgerungen

Fragen wir uns nun, ob sich aus dem Studium der fossilen Fährten allgemeine Schlüsse ziehen lassen, so sehen wir folgendes: Die älteste devonische Fährte ist zu schlecht erhalten, um aus ihr

---

[1]) Winkler, Étude ichnologique. Archive Musée Teyler. Harlem 1886.

[2]) Marsh, Footprints of Jurassic Dinosaurs. Amer. Journ. of Science. 1899.

[3]) Ballerstedt, Über Saurierfährten der Wealdenformation Bückeburgs. Naturwissenschaftl. Wochenschrift. Jena 1905.

[4]) Ballerstedt, Über Schreckensaurier und ihre Fußspuren. Kosmos. Berlin 1922. S. 78, Fig. 1, Nr. 3 (der Name in einem im Drucke befindl. Manuskript).

[5]) Hatcher, Osteology of Haplocanthosaurus. Memoirs Carnegie Museum. Pittsburgh 1903.

etwas folgern zu können. Im Karbon, aus dem wir eine reiche Microsaurierfauna und einige Rhizosauria kennen, lassen sich sehr viele der Fährten auf Typen dieser Art beziehen, daneben scheinen aber schon uns derzeit freilich noch nicht gut bekannte rachitome Stegocephalen gelebt zu haben, daneben gibt es ganz fremdartige Formen. Die Fußspuren des Perm weisen in ihrer Mehrzahl auf lacertilierartige, flinke Tiere, die teils noch von Rhizosauriern, teils Pelycosauriern und wohl auch von Parapsidiern stammen; daneben gibt es Cotylosaurier und theromorphenartige Formen, endlich einige große unbekannte Reptilien (Chirotherien). Aus der Trias sind noch Fährten von Cotylosauriern, ferner Theromorphen, ferner Rhynchocephalen, besonders aber von meist bipeden Dinosauriern bekannt, hingegen treten die lacertilierartigen Fährten zurück. Es sind also, wie man auch aus dem Studium der fossilen Fährten sieht, etwa am Ende der Trias jene Formen zur Herrschaft über die anderen gelangt, die einen besseren Fußbau hatten; leider müssen wir aber auch aus dem Studium der Fährten des Perm und der Trias wiederum erkennen, daß wir von den Faunen jener Zeiten wirklich nur Bruchstücke kennen. Erst mit dem Ende des Jura ändert sich die Lage, da wir von nun an mehr von den Knochenresten, allerdings weniger von Fährten kennen. Fährten wurden aus dem Jura und der Kreide vorläufig wenig gesammelt, denn offenbar lenkten die Knochen die Aufmerksamkeit von den Fährten ab.

V. Phylogenie

Bei phylogenetischen Betrachtungen muß vorerst auf den Abusus gewiesen werden, aus dem verschiedenen geologischen Alter einiger weniger isolierter Reste gleich Schlüsse auf die Verwandtschaftsverhältnisse von Formenkreisen ziehen zu wollen und daraus dann zu schließen, daß die etwa geologisch ältere Form sicher nicht ein wenig spezialisiertes Stadium der jüngeren sein könne. So ein Schluß ist nur dann statthaft, wenn man mehrere Formen beider Typen kennt, denn stets muß man bei Zufallsfunden an die Möglichkeit von Relikten denken. Es leben auch in der Jetztzeit zahlreiche Gruppen verschiedenartiger Tiere nebeneinander, von denen die eine aber doch nur die recht wenig veränderte Stammgruppe der anderen darstellt. So etwas ist, und dies ist besonders wichtig, auch für ganze Faunen möglich, ich verweise

auf die jetzige Fauna Australiens und die festländische Danien-Fauna Europas. In gleicher Weise ist auch das Zusammenvorkommen von kurzschwänzigen Affen und Hominiden zu deuten, dann das der Varaniden, Geckoniden und Chameleodontiden, das der Pythoniden und Viperiden usw., endlich lebt der eigentlich in die Triaszeit passende Sphenodon in Australien inmitten einer eigentlich alttertiären Fauna und zwar unter für die fossile Erhaltung günstigeren Umständen als der zuletzt angekommene Dingo. Dies und viel ähnliches kann sehr leicht zu palaeontologischen Trugschlüssen führen und führt in zwingender Weise zu dem Schlusse, daß man auf das genaue geologische Alter zumal eines isolierten Restes keine Hypothesen bauen dürfe. Nur bei massenhaftem Auftreten verschiedener Genera einer Gruppe darf man auf deren Kulmination schließen und dies ist dann phylogenetisch verwertbar. Abels Behauptung[1]), daß in Fällen, wo sich die Resultate der chronologischen und der morphologischen Untersuchungen widersprechen, unbedingt den morphologischen Ergebnissen der Vorzug zu geben sei, ist für isolierte Reste einer Gruppe absolut und unbedingt gültig.

Um gleich das eben Gesagte an einem Beispiele deutlich zu illustrieren, müßte man, da der quadrupede Scelidosaurus schon im Lias auftritt, die bipeden Ornithopoden aber erst aus dem Wealden bekannt sind, bloß auf der Chronologie fußend unbedingt behaupten, daß die bipeden Orthopoden sicher von den quadrupeden stammen, während doch, wie die Morphologie zeigt, das Umgekehrte zutrifft.

Vom morphologischen Standpunkte sind natürlich jene Züge wichtig, die sich in den verschiedenen Reptilgruppen wiederholen, so etwa die Beckenreduktion von Platten zu Stäben (vergl. Tab. VI, Fig. 2, 6, 9), dann die analoge Veränderung der Schädelknochen, die auch durch das Entstehen mannigfacher Durchbrüche zustande kommt, ferner die allmähliche Umschließung des Odontoids durch den Atlas, der Verlust der Bauchrippen, dann die die Beckenmodifikation partiell beeinflussende Emporrichtung der Extremitäten, denn alle diese Züge sind wie rote Fäden, die durch das Formengewirre führen und dabei die Bestimmung der Organisationshöhe gestatten. Von diesen Zügen sind, dies ist wichtig zu betonen, jene Merkmale zu trennen, die auf die Spezialisationsrichtung der einzelnen Gruppen weisen. Als Spezialisationsrichtung oder Spezialisations-

[1]) Abel, Die Stämme der Wirbeltiere. Berlin 1919. S. 15.

art können z. B. die Entwicklung der Zahnlosigkeit der Anomodontier, die des Säugetiergebisses bei den Cynodontiern, die Torpedogestalt mancher marinen Tiere, dann die Langhalsigkeit, ferner auf einem anderen Gebiete die Hornbildung der Ceratopsier und vieles andere gelten, und je nachdem es eine Gruppe in der von ihr beschrittenen und ihr spezifischen Richtung weiter gebracht als die andere, werden wir von Spezialisationsgrad reden. In der Regel wird, wie sich zeigt, die Spezialisationsart eines Tieres durch die Lebensbedingungen erzielt und zwar reduziert sie sich oft auf die Lösung mechanischer Probleme, daneben zeigt sich aber des weiteren auch noch die Tendenz, daß nahe verwandte Gruppen die gleichen biologischen Probleme auf gleiche Weise lösen. Letzteres nenne ich „latente Homoplasie".

Im Anschlusse an die ähnlichen Ansichten von Harrassowitz[1]) über Anosteira und die Trionychiden möchte ich erwähnen, daß man nur dann berechtigt ist, von einer Trionyxstufe, Plastomenusstufe und Anosteirastufe zu reden, wenn einmal der Beweis erbracht ist, daß sich die verschiedenen trionyxartigen Tiere aus verschiedenen Plastomenus- bezw. Emydatypen und diese wieder aus verschiedenen Anosteiraarten entwickelt haben. Solange dieser Beweis fehlt, kann man in den heute nebeneinander lebenden Formen (Carettochelys, Emyda, Trionyx) nur mehr oder weniger plastische Formen, Früchte tragende Äste oder lange sterile Triebe erblicken.

Für phylogenetische Spekulationen ist die Tendenz der parallelen Entwicklung natürlich eine noch gefährlichere Klippe als die der mechanischen Konvergenz, ihre jeweilige Vermeidung wird aber doch oft durch die Entdeckung der primitiven Formen möglich.

Ob sich außer diesen Faktoren aus dem Knochenbau der Reptilien allein auch andere die Evolution beeinflussende Faktoren erkennen lassen, etwa Variationen, die dem Tiere erst nach einer Funktionsübernahme nützlich werden, daher anfänglich scheinbar atelische Reaktionen genannt werden können u. dgl., dies soll, weil es in Neuland führt, erst am Schlusse der Arbeit erörtert werden.

1. Chronologisches Auftreten und Verschwinden der verschiedenen Reptilien

Betrachten wir vor allem das geologische Auftreten der einzelnen Unterordnungen der Reptilien und ziehen wir dabei ihr

[1]) Harrassowitz, Die Schildkrötengattung Anosteira. Abhandl. hessisch geolog. Landesanstalt. Darmstadt 1922. S. 220—223.

jeweiliges Entwicklungsmaximum in Betracht. Die Rhizosauria treten mit den beiden Familien Datheosauridae und Sauravidae im Oberkarbon und Perm auf; ausschließließlich altpermisch sind die Seymouriden, da aber bloß eine Form bekannt ist, darf auf ihr Alter kein Gewicht gelegt werden. Altpermisch sind dann weiter die Diadectidae, Captorhinidae, Pantylidae unter den Cotylosauriern, und die Poliosauridae und Caseidae unter den Pelycosauriern, ferner die Araeoscelidae, endlich auch die Mesosauridae. Oberpermisch sind die Pareiasauridae, Eunotosauridae, Dromasauria, dann die Dinocephalia, dann unter den Theriodontiern die Therocephalia und Gorgonopsida, ferner die meisten Clepsydropidae und Edaphosauridae, endlich die Protorosauridae. Manche Fährten des Perm weisen auf die Existenz großer, Thecodontier-artiger Tiere.

Vom Perm bis in die Trias reichen bloß einzelne Dimetrodontinae und Dicynodontinae, ausschließlich triadisch sind die Procolophodonidae, die Mixosaurinae, die Gomphognathia, alle Placodontia, dann die Trachelosauria und Nothosauria unter den Sauropterygiern, ferner sämtliche Thecodontia, die Rhynchosauria, ferner die Pachypodosauria unter den Saurischiern, die Poposauria unter den Orthopoden, endlich die Prokrokodilia und die Tribelesodontia. Von Trias bloß bis an das Ende des Jura reicht, wenn man von den Acrosauria absieht, keine einzige Unterordnung der Reptilien. Es stirbt also im Jura keine bekannte größere Gruppe der triadischen Reptilien aus und dies ist deshalb wichtig, denn es weist eindeutig darauf, daß sich von der Trias bis tief in die Kreide die Lebensbedingungen der Reptilien nicht geändert haben, weshalb sie sich einer ungestörten Entwicklung erfreuten. Im Gegensatze hierzu verschwinden vor dem Anbruche des Tertiär allmählich wieder ganze Gruppen, genau so wie am Ende des Perm. Unter den Gruppen, die nur von der Trias bis in die Kreide reichen, sind vor allem alle Ichthyosauria zu erwähnen, dann die Amphichelyia, dann alle Plesiosaurier, ferner die Coelurosauria und die Megalosauria. Für den Jura sind neu und typisch die Rhamphorhynchoidea, Teleosauridae und Geosauridae, ferner kommen im Jura die zum Teil unter der Erzeugung neuer Familien bis zum Ende der Kreide lebenden Sauropoda, Ornithopoda, Thyreophora, Amphicoelidae, dann die Pterodactyloidea auf, und endlich auch die das Tertiär überdauernden Lacertilia, Sphenodontia und Cryptodira. In der Kreide treten als neue Gruppen die Chelonidae, Pleurodira, Dolichosauridae, Pythonomorphidae, dann die Cholophidae, die

Angiostomatidae, die Procoelidae und die Choristodera auf. Am Ende der Kreide sterben davon aus die Dolichosauridae und Pythonomorphidae, und Gruppen, die wir nur aus dem Tertiär kennen, sind endlich die Trionychidae, Dermochelynae, Chamaeleontidae, Amphisbaeninae und die Alethinophidae.

Von den zuletzt genannten Gruppen erlöschen noch in dem Eozän die Choristoderen und die Cholophidier, und so leben mithin mit Ausnahme dieser zwei Gruppen in der Jetztzeit nebst vielen tertiären Familien alle jene älteren, die das allmähliche große Erlöschen der Reptilien am Ende der Kreidezeit überdauern konnten.

Merkwürdigerweise finden sich die geologisch ältesten Reptilgruppen heutzutage am Äquator oder südlich desselben[1]), und zwar leben die im Eozän aus dem Norden mehrfach bekannten[2]) alle in der Nähe des Äquators (Dermatemys, Carettochelys, Krokodile, Pythoniden), die noch älteren jedoch weiter südwärts (Sphenodon, Megalania, Miolania). Für die im Eozän noch paläarktischen Formen macht diese Verschiebung den Eindruck, als ob diese Formen mit vielen anderen Formen zusammen einfach durch die Eiszeit südwärts geschoben worden wären, die noch älteren und schon im Eozän Europas nicht mehr nachgewiesenen Formen hat aber, wie es scheint, ein anderer Faktor und zwar schon vor (?) dem Eozän zusammen mit den Monotremen und den Marsupialiern auf die Südhemisphäre gedrängt. Da von der Vergangenheit der Chelydae, der Uroplatinae und Pygopinae vorläufig noch nichts bekannt ist, können sie in diesem Punkte leider nicht in Betracht gezogen werden. Das Vorkommen von Mesosuchiern im Alttertiär Afrikas ist jedoch an dieser Stelle besonders hervorzuheben.

Betrachtet man die Familien der Reptilien nicht vom geographischen, sondern vom systematischen Standpunkte, so macht es nicht den Eindruck, als ob die nordische Eiszeit auf ihr Aussterben einen Einfluß gehabt hätte, ferner scheint es auch, als ob früher in Südafrika nicht die permokarbonische Eizeit, sondern ein anderer Faktor die Reptilfauna des Perm vernichtet hätte. Unmittelbar nach der Eiszeit des unteren Perm ist das Kapland

---

[1]) Für die rezenten Gruppen siehe die Karten in Brehms Tierleben, 4. Auflage. Abt. Kriechtiere und Lurche von F. Werner. Leipzig-Wien 1913.

[2]) Für Krokodile z. B. „Ludwig, Krokodilier des Mainzer Beckens“, für Pythoniden „Rochebrune, Faune ophiologique“, für Carettochelyden „Harassowitz, Anosteira“ und „Hay, Fossil Turtles“, für Lepidosaurier „Nopcsa, Zur Kenntnis der fossilen Eidechsen“.

schon von großen spezialisierten Formen bevölkert, die offenbar nur durch Wanderungen dahin gelangen konnten, und dann gehen dort plötzlich nach der kleinen die Reste von Lystrosaurus führenden Transgression (?)[1]) die meisten alten Formen wegen der Trockenheit der Gegend zugrunde. Nach einem fruchtlosen Versuche der Cynodontier und Dicynodontier (Kannemeyeria), das Feld zu behaupten, besiedeln neue, in roten Schichten auftretende Steppenformen[2]) (Plataeosaurier und Thecodontier) das Gebiet.

Ein ganz ähnlicher Vorgang wie in Südafrika am Ende des Perm vollzieht sich in Nordamerika am Ende des Karbon. Aus den Arbeiten von Moodie[3]) und Case[4]) wissen wir jetzt, daß im Karbon in Nordamerika in einem feuchten warmen Klima eine reiche Stegocephalenfauna lebte, dann trocknete das Klima plötzlich ein, an Stelle der kohlenführenden Schichten finden sich die auf ein trockenes Klima weisenden Red-beds und in diesen Schichten lebt wiederum eine Fauna, in der es zwar auch Stegocephalen gibt, doch sind sie von denen des Karbon verschieden und neben ihnen dominieren so eigentümliche Reptilien wie Diadectes, Dimetrodon und Edaphosaurus. Auch hier ist es wieder die Fauna eines trockenen Gebietes, die jene des Sumpfgebietes verdrängt.

Auch ein drittes Mal scheint sich ein ganz analoger Vorgang zu wiederholen, der zu dem Aussterben der Dinosaurier am Ende der Kreide führte. In Zentraleuropa lebte während der ganzen oberen Kreide eine terrestre Reptilfauna, die mit der Wealdenfauna gut übereinstimmt und mit der oberkretazischen, amerikanischen verglichen, ausgesprochen jurassisches Gepräge hatte (Camptosaurinen, Protrachodontinen, Sauropoden, Amphichelyiern). Nur die Krokodile dieser Fauna haben etwas neueres Gepräge. Vor dem Eindringen der sich inzwischen offenbar in Asien entwickelnden Mammalier war sie durch ihre Lage geschützt, sie lebte nämlich auf relativ kleinen Inseln, sowie aber am Ende der Kreide und im Eozän der Inselschutz erlosch und sich eine mit einer

[1]) Die stratigraphische Folge der südafrikanischen Faunen nach Haughton in Trans. Geol. Soc. S. Afrika 1919.

[2]) Für die Steppenbewohnernatur der Plataeosauriden: eigene Beobachtungen in der Trias Württembergs, anläßl. d. Jahresversamml. d. deutsch. Palaeontolog. Gesellsch. in Tübingen in 1922 (Exkursionsführer v. Huene).

[3]) Moodie, The coal measures Amphibia of North-America. Publicat. Carneg.-Institut Washington, Nr. 238. Washington 1916.

[4]) Case, The permo-carboniferous Red Beds of North-America. Publicat. Carneg.-Institut Washington, Nr. 207. Washington 1915.

Austrocknung des Klimas einhergehende Landverbindung ergab, starb auch diese Fauna aus, denn im Untereozän trifft man in dem Gebiete der „jurassischen“ Reptilien schon gut entwickelte Mammalier[1]). — Je mehr wir auf diese Weise das Aussterben verschiedener Reptilgruppen untersuchen, desto mehr finden wir stets, daß die Ursachen lokal sind. Zuerst scheinen die verschiedenen exzessiv spezialisierten Formen nur mehr relativ spärliche, geeignete, isolierte und geographisch weit getrennte Asyle zu finden, dann werden auch die Asyle unbewohnbar und neue feindliche Elemente dringen in die Asyle ein.

Leider sind wir bisher bei den festländischen Reptilien nur selten in der Lage, diesen Vorgang nachweisen zu können und daher macht es infolge der verschiedenen Formenkreise, aus denen die altpermische amerikanische, die jungpermische afrikanische und die jungtriadische afrikanisch-europäische Reptilienfauna besteht, in allen den drei Gebieten den Eindruck, als ob stets eine explosive Radiation ganzer Faunen vorliegen würde. Diese scheinbare Radiation entspricht aber in Wirklichkeit nur einer Migration. Man erkennt dies am besten, wenn man die triadischen, jurassischen und kretazischen Reptilfaunen miteinander vergleicht. Dadurch, daß Reste dieser Faunen an mehreren Orten gefunden wurden, zeigte sich ihre Evolution; wären wir aber zufällig nur in der Lage die europäische Triasfauna mit der amerikanischen kretazischen zu vergleichen, dann würden wir auch in diesem Falle von Radiation reden.

Bei den marinen Reptilien scheint, vielleicht z. T. allerdings bloß in indirekter Weise, die Beeinflussung durch die Temperatur des Meerwassers eine größere Rolle zu spielen als bei den festländischen. Nach dem Perm und seiner Eiszeit bezieht Mesosaurus das von größeren Tieren entvölkerte Meer und dann trifft man bald die Ichthyosaurier und die kurzlebigen marinen triadischen Stegocephalen, die aber bald durch die marinen Reptilien verdrängt werden. Noch zu einer Zeit, in welcher die Ichthyosaurier keineswegs noch ihre Blüte erreicht hatten, entwickeln sich und zwar an europäischen Küsten die Sauropterygier, dann gelegentlich einer

[1]) Eigene Beobachtungen in Siebenbürgen; ferner Nopcsa, Die Lebensbedingungen der oberkretazischen Dinosaurier Siebenbürgens. Centralblatt f. Min., Geol. u. Palaeont. 1914; und Nopcsa, On the geological importance of the primitive reptilian fauna in the uppermost cretaceous of Hungary. Quart. Journ. Geol. Soc. London 1923.

Transgression (Neokom) und zwar nicht bei Australien, sondern an den dalmatinischen Küsten auch die marinen Squamaten. Die marinen Krokodile beginnen sich im Jura zu entwickeln, und am Ende der Kreidezeit versuchen auch die Rhynchocephalen allerdings vollkommen erfolglos das Wasser zu erobern. Am Ende der Kreideformation sterben nacheinander die Ichthyosaurier, Plesiosaurier und Pythonomorphen aus, die marinen Krokodile halten sich während des Eozän noch in den Tropen[1]), im Eozän sterben auch die Choristoderen aus, nach dem Eozän auch die marinen Krokodile, und so verschwinden allmählich, wie die diluviale Eiszeit heranrückt, nacheinander alle marinen Reptilien. Die wenigen marinen Reptilien der Jetztzeit sind zum größten Teile aus neuen Formen hervorgegangen und man findet sie heute bezeichnenderweise nur in den Tropen.

2. Evolution der Reptilien

Nach diesen allgemeinen Betrachtungen kann man die Evolutionsvorgänge in den einzelnen Gruppen erörtern. Von den Rhizosauriern, den ältesten Reptilien, die wir bisher kennen, wurde schon betont, daß sie auf Grund ihres Fußbaues als Reptilien, auf Grund ihres Wirbelbaues aber noch als embolomere Amphibien zu betrachten sind; Seymouria, der Repräsentant der nächsten Gruppe, ist von den Rhizosauriern in mehrfacher Hinsicht verschieden.

Da die Halbzentren der Wirbel bei Seymouria nicht mehr, wie bei den Rhizosauriern miteinander verschmelzend einen Wirbel bilden und aus ihnen auch nicht wie bei Cricotus zwei annähernd gleich große Scheiben entstehen, die sich zu einem einzigen, durch eine Naht getrennten Wirbelkörper verbinden, sich vielmehr eine der beiden Wirbelscheiben reduziert, so bewegt sich die Entwicklung von Seymouria im wesentlichen in der Richtung der Rachitomen. Während sich aber bei diesen beide Wirbelteile verkleinern, erfolgt dies bei Seymouria nur mit einem Teile, der zu dem Interzentrum der späteren Reptilien wird. Auf diese Weise unterscheidet sich der Bau der Wirbel von Seymouria wieder auch von dem der Rachitomen, bleibt aber auf einer mehr embryonalen Stufe stehen

---

[1]) Dollo, Découverte de Teleosauriens tertiaires au Congo. Bull. Acad. Roy. Belg. 1914.

als bei den Rhizosauriern[1]). Die vorderen Rippen von Seymouria haben eine eigentümliche verbreiterte Form, und sucht man unter den verschiedenen Gruppen der Vertebraten, wo sich ähnliche Rippen finden, so sieht man, daß sie in gleicher Stärke nur bei den Stegocephalen vorkommen und zwar bei Trematops[2]), Achelome[3]) und Mastodonsaurus[4]). Eine ähnliche Rippenverbreiterung findet sich unter den Reptilien nur bei Labidosaurus, denn die bei Diadectes bemerkbare ist infolge des Auftretens eigener Platten doch einigermaßen verschieden. Bei den höheren Cynodontiern, wo sich gleichfalls eine Rippenverbreiterung findet, fehlt sie gerade am Thorax, sie tritt hingegen an den Lenden auf; daher ist sie mit der Rippenverbreiterung von Seymouria nicht vergleichbar. Da die Wirbelbildung bei Trematops und Labidosaurus von der von Seymouria abweicht, hängt die Rippenverbreiterung offenbar nicht mit dem Wirbelbaue zusammen, hingegen liegt, da bei allen drei Formen der Schultergürtel stark verknöchert, wohl darin das Tertium comparationis.

Es ist äußerst interessant, daß die Trematopsiden, die auch im Schädel- und Beckenbau an die Cotylosaurier gemahnen, Seymouria auch in diesen Punkten ähneln. — Bedenkt man nun, daß die Trematopsiden sich im Wirbelbau als Rachitome entpuppen, im Schädelbau hingegen durch den Ohrschlitz Seymouria sehr nahe kommen, so kann man nicht umhin, diese Stegocephalen als Formen zu bezeichnen, die in Schädelbau und Rippenbau die gleiche Spezialisationsrichtung eingeschlagen haben, wie später die Cotylosaurier, es aber in der Evolution nicht so weit brachten wie diese. Die Ursachen des Mißerfolges der Trematopsiden zu erörtern, fällt aus dem Rahmen dieser Arbeit. Bei den Seymouriden verknöchert das Pleurozentrum und zwar auf Kosten des Hypozentrums, bei den Embolomeren verknöchern hingegen beide Teile unabhängig von einander. Da durch den ersten der beiden Prozesse im Laufe der Evolution der Wirbel-

[1]) Williston, Evolution of vertebrae. Contribut. from Walker Museum. Chicago 1916. Watson teilt mir während des Druckes mit, daß er Sauravus, den er für mit Keraterpeton nahe verwandt hält, von den Rhizosauriern trennen möchte. Vielleicht ist dies richtig.

[2]) Williston, New or little known Permian Vertebrates. Journal of Geology. 1909.

[3]) Case, Revision of Amphibia and Pisces of the Permian of N. America. Carneg.-Institut of Washington Publ. Nr. 146. Washington 1911.

[4]) Watson, Structure, Evolution and Origin of the Amphibia: Part. I, Phil. Trans. Roy. Soc. London 1919.

bogen und die Rippen einen viel festeren Halt gewinnen, als beim zweiten Prozesse, so ergibt es sich von selbst, daß die Tiere der ersten Gruppe natürlich mobilere Formen erzeugen konnten als die der zweiten. Am unpraktischsten ist der bei den Rachitomen eingeschlagene Weg. Wie dieser unpraktische Wirbelbau für die Stegocephalen schließlich verhängnisvoll wurde, hat Watson[1]) gezeigt. — Daß sich die Diadectiden in sehr vieler Beziehung gut an die Seymouridae schließen, ist schon im vorigen Abschnitte betont worden, hier erwähnen wir nur die zunehmende Reduktion des Interzentrums. Unter Hervorhebung der Tatsache, daß Seymouria selbst infolge ihrer breiten Rippen nicht als direkter Ahne der Diadectiden gelten darf, schließen wir sie genetisch zunächst diesen Formen an. Als einfache Übertreibung des in den Diadectiden entwickelten Prinzipes zeigen sich die Pareiasauridae, die wohl als die direkten Nachkommen der Diadectiden zu betrachten sind. Wie die mechanische Inanspruchnahme der Extremitäten bei den Pareiasauriern diese modifiziert hat, hat Watson auseinandergesetzt. — Procolophon ist eine Form, die als Bewohnerin trockener Gebiete noch größere Agilität besaß als Pareiasaurus, doch darf man sie nicht für einen degenerierten Pareiasauriden halten, denn sie erlebte ihre Blüte erst in der deutschen unteren Trias. Die Annahme, daß sich Procolophon aus diadectesartigen, aber noch leicht gebauten Cotylosauriern entwickelt haben dürfte, findet in dem gleichen Zahnbau eine Stütze. Watson wies darauf, daß der Hirnbau der Labidosaurier im wesentlichen sauropsid ist, jener der Pareiasaurier hingegen mammalierartig.

Für Captorhinus und Labidosaurus, die beide mit Limnoscelis verwandt sind, fehlt noch der Anschluß an die Diadectiden, sie können aber eventuell mit diesen gemeinsame Ahnen haben. Die biologische Bedeutung der abwärts gekrümmten Zähne dieser alten Raubtiere ist noch unklar.

Leider läßt sich weder für die primitiven Pelycosaurier, noch für die permischen Dinocephalier ein Anschluß an ältere Formen finden. Die spezialisierten Dinocephalier erinnern, so wie die spezialisierten Pelycosaurier im Baue der Schädelbasis recht stark an die Mammalier. Der Unterkiefer entwickelt sich bei Dinocephaliern und Pelycosauriern in gleicher Richtung. Es liegt wieder ein Fall vor, wo bei genetisch nicht weit verwandten

---

[1]) Watson, Structure etc. loc. cit. 1919.

Formen eine parallele Entwicklungstendenz auftritt. Bei beiden Gruppen ist jedoch die Artikulation des Unterkiefers nur wenig mammalierartig modifiziert.

Was den Dinocephaliern im Skelette und namentlich aber im Schädel einen eigentümlichen Zug verleiht, ist die abnorme Vergrößerung der Hypophyse, die namentlich im Bereiche der Schädelknochen Ossifikationsstörungen hervorruft (Tab. VI, Fig. 14). Da im allgemeinen der Zahnbau der primitiveren Dinocephalier auf ausschließliche Fleischnahrung hinweist, die spezialisierteren jedoch, z. B. Mormosaurus, andere Zähne haben, so liegt auch eine Nahrungsänderung vor. Anbetracht des bekannten Zusammenhanges der endokrinen Drüsen und der Nahrung fragt es sich, ob nicht auch in dem vorliegendem, auf eine Störung der Funktion der endokrinen Drüsen hinweisendem Falle Zusammenhänge bestehen. Gelingt es uns auch noch in einer anderen Gruppe von Reptilien analoge Veränderungen zu konstatieren, dann scheint so eine Hypothese begründet. Daß sich innerhalb der Dinocephalier von moschosaurusartigen Typen Tapinocephalier und Titanosuchier entwickelten, wurde schon zuvor besprochen. Moschosaurus selbst scheint sich irgendwie, das Genauere ist nicht bekannt, mit den primitiven Theriodontiern zu verbinden.

Innerhalb der Theriodontier kann man eine Gruppe erkennen, die bei starker Verkürzung des Gebisses und des Gesichtsschädels allmählich zu einem Typus wurde, der in dem von vielen größeren Pflanzenfressern belebten südafrikanischen und russischen Perm auf seine Beute bloß zu lauern pflegte (Lycosauridae), ferner haben wir einen weiteren Typus (Cynognathus) vor uns, der in den trockeneren Triasgebieten auftritt und bei dem das ausgesprochen wolfsartige Gebiß auf ein Verfolgen der Beute hinweist. Wenngleich die Cynognathiden, mit den jetzigen Wölfen verglichen, sehr langsame Tiere waren, für die Triaszeit war Cynognathus doch ein recht flinkes Tier. Da, wie Watson schon hervorhob, bei Cynognathus gerade die Nase sehr stark entwickelt ist, verfolgte er seine Beute vielleicht mit Hilfe seines Geruchssinnes.

Da sich außer diesen beiden Typen unter den Theriodontiern auch noch ein dritter erkennen läßt, bei denen sich bloß der Canin und ein vorn emporragender Unterkiefer entwickeln (Gorgonopsidae), so weist dies auch auf eine dritte biologische Anpassungsreihe, doch ist deren Bedeutung vorläufig unklar. Vielleicht ernährten sich aber die Vertreter dieser Gruppe bloß von Aas. Aufschluß über

die Frage werden erst Skelettfunde geben, aber vielfach zerrissene Kadaver verschiedenartiger Tiere sind in den Karroschichten häufig[1]); Aasfresser gab es also gewiß.

Sehr wichtig ist, daß Bauria, im Gegensatze zu allen anderen Theriodontiern, aber so wie alle primitiven Säugetiere, einen reduzierten Postorbitalbogen hat. Da alle spezialisierten Säugetiere einen vollkommen geschlossenen postorbitalen Bogen haben, jedoch aus Formen mit offenem postorbitalen Bogen hervorgehen (Beispiele u. a. bei den Equiden und Primaten), der letztgenannte Zustand also der primitivere ist, da ferner Bauria auch sonst dem Ursprunge der Säugetiere nahe steht, so ist dies ein sehr schöner Beleg für das bei den Säugetieren erreichte Wiedererwerben eines verlorenen Charakters nämlich des completten postorbitalen Bogens. Dies ist wieder ein Beweis für die zuweilen die Stammesgeschichte fast fälschende „Reversibilität" der Evolution.

Wahrscheinlich von demselben Stamme wie die Theriodontier stammen auch die Dromasaurier[2]). Die jungen Endothiodontier gingen wohl aus den Dromasauriern hervor und als Nachkomme der Endothiodontier werden allgemein die Dicynodontier betrachtet. Lystrosaurus als aquatische Form zeigt, daß den Dicynodontiden im allgemeinen das Wasser kein fremdes Element war; Geikia fand sich in Schottland in einem trockenen Gebieten entstammenden Quarzsandsteine, der fluviatilen Ursprungs ist, in Rußland tritt sie an der Dvina zusammen mit großen und zwar herbivoren Tieren auf; diese Form war daher weniger aquatisch.

Sehr merkwürdig will es scheinen, daß ein großer Anomodontier (Kannemeyeria) aus dem Perm in die relativ trockene rötliche Cynognathuszone hinaufreicht, da aber gerade bei ihm, wie

---

[1]) Haughton, Trans. S. Afric. geol. Soc. 1919.

[2]) Während der Drucklegung macht mich Watson darauf aufmerksam, daß auch Palaeohatteria eventuell zu den Dromasauriern gestellt werden könnte. In der Tat läßt sich im Baue des von Williston rekonstruierten Beckens eine beträchtliche Ähnlichkeit mit dem der Dromasaurier erkennen, und ein relativ gut erhaltener, von Credner abgebildeter Schädel von Palaeohatteria (Zeitschr. deutsch. geol. Gesellsch. Berlin 1888, Tab. XXV, Fig. 4) schließt sich im wesentlichen an den Schädel von Galepus an. Infolge dieser Ähnlichkeiten ist Watsons Annahme ohne weiteres akzeptierbar, daher ist das auf Seite 55—56 über Palaeohatteria Gesagte entsprechend zu modifizieren. Die geringe Ossifikation des Coracoids, das ventral noch geschlossene Becken und der pelycosaurierartige und an Proterosuchus erinnernde Gaumen verleihen Palaeohatteria auch innerhalb der Dromasaurier den Wert einer Familie. Auf Seite 123 dieser Arbeit konnte der neuen Ansicht noch Rechnung getragen werden.

schon Watson betonte, der Schultergürtel modifizert ist und diese Form daher relativ beweglich war, so können wir es verstehen, warum gerade er noch zu einer Zeit und in einer Gegend leben konnte, in der der Pflanzenwuchs schon zurückging. Bisher ist Kannemeyeria das einzige pflanzenfressende Reptil, das uns als die etwaige Nahrung von Cynognathus bekannt ist und ob daher nicht etwa die Umformung des fleischfressenden Cynognathus zu dem omnivoren (?) Gomphognathus eine Anpassung an die allmähliche Abnahme der Fleischnahrung in der Trias darstellt, werden spätere Funde zeigen.

Als Vorfahre der Ichthyosaurier müßte infolge der Lage des Pterygoids eine Form betrachtet werden, die hinten klaffende, und gleichzeitig weit nach rückwärts reichende Pterygoidea aufweist, und die würde auf Seymouria weisen (Tab. IV, Fig. 2 u. 4), dazu ist aber zu bemerken, daß sich die Pterygoiden auch bei den Krokodilen und Nothosauriern (in diesem Falle freilich ohne Gaumenlücke) stark gegen rückwärts ausdehnen, so daß dieser Zug eine marine Anpassung sein könnte. In so einem Fall könnte der Gaumen der Ichthyosaurier mit dem Gaumen der Pantyliden, der Captorhinidimorphen und der Limnosceliden, ja sogar mit dem der Pelycosaurier verglichen werden. Jedenfalls müssen wir als den Ahnen der Ichthyosaurier eine Form betrachten, deren Zähne noch labyrinthodonte Struktur aufwiesen, wie dies z. B. bei Labidosaurus der Fall ist. Die Rippen der Stammgruppe müssen zwei nahe aneinander gerückte Köpfe gehabt haben und es dürfte nur ein unterer Jochbogen vorhanden gewesen sein. Der Beckendurchbruch lag bei dieser Stammform median. Viele dieser Punkte trennen die Ichthyosaurier von den Theromorphen und rücken sie teilweise an die Pelycosaurier heran, aber ein engerer Anschluß an diese Gruppe ist dennoch nicht möglich.

In der Evolution der Ichthyosaurier sieht man in dem Flossenbaue bei den Longipinnaten zuerst eine Hyperphalangie und Längsstreckung der Hände und Füße bei gleichzeitiger Reduktion der Finger auf drei eintreten, und hierauf beginnen sich, vom distalen Drittel der Flosse ausgehend, wieder neue Flossenstrahlen zu entwickeln. Diese neuen Strahlen wachsen proximalwärts weiter, bis sie den Humerus berühren. Infolge des Hinzutrittes stets neuer und neuer Strahlen erhöht sich bei den Longipinnatidae sogar im oberen Abschnitte der Hand die Zahl der Strahlen von drei auf acht. Die Latipinnatidae zeigen, soweit sie bisher bekannt sind, vom Anfange

an fünf bis sechs Strahlen in der Hand und behalten diese Zahl auch bei, da aber auch bei dieser Gruppe beide marginalen Strahlen proximalwärts weiter wachsen, liegt die Vermutung auf der Hand, daß auch diese Tiere von Formen stammen, die ursprünglich nur drei Finger hatten, von denen sich der mittlere allerdings durch die Verdoppelung des Centrale der Länge nach spaltete. Dementsprechend wären auch bei ihnen die beiden lateralen Reihen als Neuerwerbungen zu betrachten. So wären auch die Latipinnatidae auf longipinnate Formen zurückzuführen. Daß eine Fingerspaltung, wie es diese Hypothese verlangt, bei den Ichthyosauriern mehrfach vorkommt, wurde von Broili betont.

Durch Kükenthal wurde bekannt, daß sich bei den Walen die Flosse mancher longipinnaten Formen ontogenetisch verkürzt, so daß das erwachsene Tier weniger Fingerglieder hat, als in einem früheren embryonalen Stadium[1]). Eine ganz gleiche Verkürzung läßt sich auch bei den Ichthyosauriern, namentlich bei den latipinnaten Formen, im Laufe der Phylogenie nachweisen. Die hochspezialisierten Genera Brachypterygius und Ophthalmosaurus haben viel kürzere Flossen als Stenopterygius oder Leptopterygius. Auch die merkwürdige Tatsache, daß wahrscheinlich die Ahnen aller Ichthyosaurier nur drei Finger hatten, findet sich bei den Walen wieder, man braucht ja nur die lange und schlanke Flosse der triadischen Ichthyosaurier mit der Flosse eines Delphins oder etwa mit jener von Globicephalus[2]) zu vergleichen.

Sehr auffällig ist bei den spezialisierten Ichthyosauriern, daß durch die Entfernung des zweiten Kopfes der Rippen vom ersten die dorsoventrale Exkursionsfähigkeit der Rippen stark beschränkt wird. Da bei den Waltieren die große Exkursionsfähigkeit der Rippen durch den ausdehnbaren Lungenbau bedingt wird und sich so etwas bei den spezialisierteren Sauropterygiern und bei den triadischen Ichthyosauriern findet, hingegen bei den kretazischen Ichthyosauriern wieder fehlt, die Nasenöffnung bei allen Ichthyosauriern ungünstig liegt, da ferner bei den aquatisch spezialisierten Trionychiden eine gut funktionierende Schlundatmung auftritt, wodurch das Tier den Sauerstoff des Wassers zum Atmen verwendet[3]), so wird man unwillkürlich durch die Aneinanderreihung dieser Fälle auf den

---

[1]) Kükental, W., Zur Stammesgeschichte der Wale. Sitzungsber. preuß. Akad. d. Wiss. Berlin 1922.

[2]) Weber, Die Säugetiere. Jena 1904. S. 559.

[3]) Hilzheimer, Biologie der Wirbeltiere. Stuttgart 1913. S. 335.

kühnen Gedanken gebracht, ob nicht so etwas auch bei den kretazischen Ichthyosauriern eintrat, wodurch die Lunge weniger wichtig wurde. Freilich ist dies mehr eine Vermutung als eine Behauptung. Die Entwicklung des zweiten Rippenkopfes, bezw. das Abrücken desselben vom ersten erfolgte bei den Latipinnaten am Rumpfe von rückwärts gegen vorne bei den Longipinnatiden jedoch kranio-kaudalwärts, es wurde aber schließlich doch bei beiden Gruppen auf verschiedene Weise das nämliche erreicht, um Unwichtiges handelte es sich also nicht. Sollte der Kehlsack hiermit zusammenhängen?

Die bei den Ichthyosauriern im Laufe der Evolution erreichte Torpedoform ist seit Abels diesbezüglichen Untersuchungen das Schulbeispiel einer mechanisch bedingten Anpassung an ein gewisses Medium. Auch bei den Pythonomorphen zeigt sich die Tendenz, so eine Körperform zu entwickeln, doch wird bei diesen der eigentliche Torpedotypus vor dem Aussterben nicht erreicht. Sogar der relativ starke und torpedoähnlichste Tylosaurus kann höchstens mit dem triadischen Cymbospondylus verglichen werden. Diese mechanisch bedingte Körperform kann als Beweis der Vererbung einer erworbenen Eigenschaft zitiert werden.

Bei allen langschwänzigen aquatischen Typen, bei den Ichthyosauriern und bei den Mosasauriern zeigt sich, daß sich der langhalsige, also mit schwachem Vorderende versehene Typus zur Bewegung im Wasser weniger eignet als jener mit festen Kopfe. Die langhalsigen Formen (Mesosaurier, Dolichosaurier) gleichen sterilen Ästen und im Gegensatze zu den wegen ihrer Schwanzlosigkeit ausschließlich mit den Flossen rudernden Sauropterygiern, wo die langhalsigen Formen persistieren, erlöschen sie bei den Ichthyosauriern und Squamaten bald. Es liegt also im langhalsigen Typuse eine zu wiederholten Malen versuchte, aber bei langschwänzigen Tieren stets relativ ungünstige aquatische Anpassungsart vor.

Wahrscheinlich werden sich auch die Nothosaurier auf Formen zurückführen lassen, die den gemeinsamen Ahnen der primitiven Theriodontier und primitiven Pelycosauriern nahe verwandt sind. Als bei den Nothosauriern und bei den Sauropterygiern paralell vor sich gehende Evolution ist die Rückwärtsverlängerung des Maxillare zu bezeichnen.

Die bei vielen Nothosauriern bemerkbare Osteosklerose scheint, wie Nopcsa ausführte[1]), durch Funktionsstörungen

[1]) Nopcsa, Zur Osteosklerose mariner Wirbeltiere. Anatom. Anzeiger. Jena 1928.

der blutbildenden Organe hervorgerufen zu sein und die Ursache dieser Funktionsstörung ist wieder in dem wiederholten temporären Sauerstoffmangel der Tiere beim Tauchen gelegen. Die Lungen der Nothosaurier waren offenbar noch nicht in dem Maße modifiziert, wie die Lungen aller uns bekannten, dem Wasserleben gut angepaßten Tiere. Auf die Notwendigkeit so einer Modifikation weist die erhöhte Beweglichkeit der Rippen, die sich so wie bei den Walen auch bei den Plesiosauriern einstellt. Außer bei den Nothosauriern stellt sich die gleiche Osteosklerose bei den Mesosauriern und den Dolichosauriern ein, also bei lauter Formen, die, wie aus dem Extremitätenbaue erkennbar, so wie die Nothosaurier, dem Wasserleben noch nicht ganz angepaßt waren. So wie bei den Dinocephaliern liegt also auch hier ein Fall vor, wo die Evolution einer ganzen Gruppe nicht durch mechanische Momente, sondern durch physiologische beeinflußt wurde.

Die Flossenentwicklung der Plesiosaurier zeigt den Einfluß der mechanischen Arbeit auf ein Organ. Durch welchen Vorgang wir uns bei allen Plesiosauriden einerseits die Vermehrung der Phalangenglieder in den Flossen, andererseits die Vermehrung der Halswirbel zu erklären haben, bleibt vorläufig ein Rätsel. Kükenthals Hypothese, daß bei der Hyperphalangie der Wale die Epiphysen zu Phalangen werden, kann zwar die Vermehrung der Phalangen erklären, bei der Erklärung der Wirbelvermehrung versagt sie jedoch; hier befriedigt Webers Hypothese der Gliederung eines Knorpelstabes besser[1]).

Wichtig ist, daß die starke Entwicklung des Carpus und Tarsus zu sich gegenseitig berührenden Platten bei den spezialisiertesten Sauropterygiern in scharfem Kontraste steht zu dem zum größten Teil offenbar aus Knorpel bestehendem und bloß spärliche kleine runde Knochenkerne umschließendem Carpuse und Tarsuse der Nothosaurier. Ein analoges Verhältnis läßt sich zwischen den Fußwurzelknochen der Ichthyosaurier und den, wie es scheint, recht verschieden stark verknöchernden Tarsalknochen von Mesosaurus konstatieren und etwas Ähnliches kann man auch noch bei den Pythonomorphen treffen. Auch bei den Pythonomorphen tritt neben dem schon aus polygonalen Elementen bestehendem Carpuse von Clidastes bei Tylosaurus und Platecarpus ein zum größten Teile noch knorpeliger Carpus auf[2]). Im Gegensatze zu diesen Formen

[1]) Weber, Die Säugetiere. Jena 1904, S. 561.

[2]) Williston, Water Reptiles. Chicago University Press, pag. 157—158.

ist der Carpus bei den primitiveren Aigialosauriern gut verknöchert. Auch bei den primitiven marinen Schildkröten (Protostega)[1]) und bei Colpochelys[2]) ist die Fußwurzel mehr verknöchert als bei der spezialisierteren Dermochelys, wo der Knorpel schon polygonale Platten bildet, endlich ist auch der Fuß von Lystrosaurus, mit jenem von Dicynodon verglichen, recht wenig verknöchert. So sehen wir, daß auch in der Flossenentwicklung der marinen Reptilien dem hochspezialisierten und sehr stark verknöcherten Stadium ein Knorpelstadium vorangeht, was wieder ein Persistieren eines embryonalen Zustandes darstellt. Wir sehen auf diese Weise, daß auch die rein mechanischen Anforderungen entsprechende Umformung des Skelettes mit dem Persistieren embryonaler Merkmale beginnt.

Auch die Beckenentwicklung der Sauropterygier zwingt uns unwiderleglich, an ähnliches zu denken. Während das Becken der Neusticosaurier und Nothosaurier das fortgeschrittene Stadium mit relativ schmalen ventralen Elementen und weiten Öffnungen aufweist, zeigt das Becken der Sauropterygier viel breitere Elemente und oft eine knöcherne Brücke in der Mitte. Vergleichen wir hiermit das Becken der Cheloniden, so sehen wir auch bei diesen eine große mediane Öffnung[3]), und wenden wir uns nun von Chelone zu Dermochelys, so sehen wir die Medianöffnung durch Knorpel wieder geschlossen[4]). Dieser sich immer wiederholende Verschluß der medianen Öffnung bei aquatisch spezialisierten Tieren legt die Vermutung nahe, daß es sich auch bei den besonders breiten ventralen Beckenelementen von Champsosaurus um eine sekundäre Verbreiterung handelt.

Es ist nicht leicht, zu entdecken, weshalb sich bei den Sauropterygiern in der langhalsigen und der kurzhalsigen Gruppe trotz der verschiedenen mechanischen Arbeit der Halswirbel die an den Rückenwirbeln als zweckmäßig erkannte Entwicklung einköpfiger Rippen auch auf den Hals fortsetzt. Da sich Erscheinungen der Art, daß an einer Stelle des Körpers zweckmäßige Gebilde auf den übrigen Körper übergreifen, mehrfach

---

[1]) Hay, Fossil Turtles of N. America. Carneg. Institut of Washington, Publ. 75. Washington 1908.

[2]) Williston, Water Reptiles. loc. cit. Pag. 222.

[3]) Baur, The Pelvis of the Testudinata. Journal of Morphology 1894.

[4]) Völker, Über das Stamm-, Gliedmaßen- und Hautskelett von Dermochelys. Spengel, Zoolog. Jahrbücher 1913.

belegen lassen, liegt hier wohl etwas recht Analoges vor. Schön läßt sich die Ausdehnung von Knochenrauhigkeiten auf benachbarte Regionen bei Pezophaps nachweisen, woselbst sich die an der Handwurzel bemerkbaren Rauhigkeiten auch auf das Sternum, ja sogar auf den Schädel ausdehnen, ferner ist die mehrfache Hornentwicklung bei Arsinoetherium ebenso entstanden und wahrscheinlich ist die Ausbreitung von Haar (primär Tasthaar) und Feder (primär Schwinge) auf den übrigen Körper ähnlich zu erklären. An Schweinearten, die Schwielen in einer Gesichtsregion haben, sind auch andere Gesichtsknochen rauh, Rhinocerodontiden mit großen Hörnern haben auch rauhen Jochbogen und rauhes Larcymale usw. (vgl. S. 177). Bei der Bildung knöcherner Hornstützen kann man in solchen Fällen an eine Sättigung des umliegenden Gewebes mit osteoblastisch wirkenden Hormonen denken, bei den Sauropterygiern liegt vielleicht eine Sättigung der Wirbelregion mit auf die osteoklastischen Zellen wirkenden Hormonen vor.

Die seit der Triaszeit bekannten Schildkröten sind eine Gruppe, deren Ursprung bei permischen noch unbekannten Diadectiden zu suchen ist. Dahin weisen die bei Cryptodiren und Pleurodiren unabhängig erworbene Bildung des Cavum Tympani und die Verbreiterung der Rippen. Beide Züge finden sich modifiziert bei den Diadectiden wieder. Übergangsformen sind vielleicht die diadectesartigen Eunotosaurier. Die Verbreiterung der Rippen der Testudinaten ist mit dem Auftreten der allerdings unter der Scapula gelegenen Rippenplatten der Diadectiden vergleichbar. Die Verschiebung, welche die Scapula bei den Testudinaten erleidet, erklärt, weshalb diese Platten bei den Diadectiden unter, bei den Testudinaten aber über der Scapula liegen.

Der Schildkrötenpanzer setzt sich aus jungen Dermalossifikationen des Nackens und Schwanzes zusammen, aus deren Vereinigung Nuchale und Pygale hervorgingen, dann aus verbreiterten Neurapophysen und Rippen, die den Carapax bilden, ferner aus modifizierten Teilen des Schultergürtels, die zu Entoplastron und Epiplastron wurden, und eventuell aus Ventralrippen, die zu den übrigen Elementen des Plastrons und den Marginalia wurden[1]). Das Eintreten der oberen Enden der Scapulae unter die Rippen erfolgte, weil dieser Teil zuerst zwischen das Nuchale und die

---

[1]) Nopcsa, Kallokibotium, a new Amphichelydean Tortoise. Palaeontolog. Hungarica, Vol. I. Budapest 1923 (im Druck).

erste Rippe geklemmt wurde, dann an der unteren Fläche des Nuchale einen Halt gewann und, als sich dann das Nuchale mit der ersten breiten Rippe verband, durch die Reduktion der lateralen Teile der vorhergehenden Rippe seine knöcherne Unterlage verlor, hierauf verschob sich das obere Ende gegen hinten.

Coriumossifikationen scheinen am Rückenschilde der Schildkröten in der Regel zu fehlen. Zu einer stärkeren Entwicklung solcher kommt es nur bei jenen Cheloniden, bei denen sich das Endoskeleton wenig entwickelt. Diese Hemmung der Entwicklung des chondrogenen thorakalen Endoskeletons der Cheloniden findet sich auch bei manchen Testudiniden wieder und wurde schon von Siebenrock[1]) richtig als eine Hemmungserscheinung erkannt, infolge der ein embryologisches Stadium zeitlebens persistiert. Eine ähnliche Hemmungserscheinung läßt sich auch am Schädel von Dermochelys erkennen, bei der gewisse chondrogene Schädelknochen nur spät verknöchern. In Anbetracht dessen ist es interessant, daß bei den Cheloniden die primären Deckknochen von Rumpf und Schädel relativ wenig beeinflußt werden und daß dann bei jenen Formen, welche diese Beeinflussung am stärksten zeigen, neu auftretende, mehr oder weniger starke Coriumossifikationen des Rumpfes vikarierend das nicht mehr recht zur Verknöcherung gelangende Knorpelskelett zu ersetzen scheinen.

Am Rückenschilde der Trionychiden und der erst in jüngster Zeit untersuchten Tretosterninae scheint es zu einer schwachen Ablagerung von Kalksalzen resp. vorübergehender Panzerbildung wieder zu kommen. Bei den sich im Tretosternum[2]) gruppierenden Formen (Helochelys[3]), Naomichelys[4]), Helochelydra) hinterlassen die kleinen knöchernen Tuberkeln des Carapax beim Abbrechen eine konkave Narbe und Panzerspuren im Corium der Trionychiden fanden sich, wie ich einem Briefe von Prof. Versluys entnehme, bei der Untersuchung ihrer Embryonen. Leider sind diese Beobachtungen noch nicht publiziert.

Gegen die Annahme, daß alle Schildkröten in früheren Zeiten einen polygonalen, dermatogenen Rückenpanzer besessen hätten,

---

[1]) Siebenrock, F., Über partielle Hemmungserscheinungen bei der Bildung einer Rückenschale von Testudo. Sitz.-Ber. Akad. d. Wiss. math.-naturw. Cl. Wien 1904.

[2]) Nopcsa, F., Helochelydra. Ann. Mag. Nat. Hist. London 1923 (im Druck).

[3]) Meyer, H., Helochelys danubiana aus dem Grünsande von Kehlheim. Paläontografica 1855.

[4]) Hay, O. P., Fossil turtles of North America. Carnegie Institut of Washington, Publ. 75. Washington 1908.

spricht, daß so einer sogar den primitivsten bekannten Schildkröten und Schildkrötenembryonen abgeht, wogegen sich sowohl paläontologisch als auch embryologisch belegen läßt, daß die großen Hornplatten der Schildkröten aus der Verschmelzung kleinerer Hornplatten resp. Schuppen hervorgehen[1]. Lydekkers Archaeochelys[2]) kommt bei dieser Beweisführung allerdings nicht in Betracht, denn das Genus basiert, wie eine Untersuchung des Originalstückes zeigte, auf der falschen Bestimmung einiger normaler Carapaxfragmente (Nuchale und erstes Marginale) als Teile eines merkwürdigen Plastrons. Dem Auftreten von isolierten unregelmäßigen Knochenkernen am Carapax von Chelys[3]) lege ich deshalb gar kein Gewicht bei, weil ich diese Teile für Schaltknochen (Wormian bones) halte. Wichtig ist, daß embryologisch der dermale Ursprung des Nuchale leicht nachweisbar ist, der Beweis für den dermalen Ursprung der Neuralia und Costalia hingegen aussteht.

Eine der ersten neuen Funktionen des unter den großen Panzer gelangten Brust- und Beckengürtels der primitiven Testudinaten war offenbar Bauch- und Rückenpanzer zu verbinden. Später übernahmen die bei allen Schildkröten angelegten Strebepfeiler des Plastrons diese Funktion, noch später traten offenbar die Marginalia hinzu. An Stelle der unbeweglich gewordenen Rippen mußten nebst den Extremitäten mehr oder weniger auch beide Gürtel zur Atmung verwendet werden. Je nachdem hierbei bei den Amphichelyden die Muskeln der Hinterfüße und der Beckengürtel mehr oder weniger verwendet wurden, führte dies zum Entstehen von cryptodiren und pleurodiren Formen. Bei den Cryptodiren mußte die stärkere Inanspruchnahme des Beckens zu seiner erhöhten Beweglichkeit führen, wodurch es seine Funktion als Stützorgan verlor, bei den Pleurodiren jedoch, wo die Atmung primär, wie es scheint, hauptsächlich im vorderen Lungenabschnitte erfolgte, konnte sich das Becken mehr und mehr als Stützorgan entwickeln; dies führte schließlich zu seiner Verknöcherung mit dem Plastron.

Auch die verschiedene Art, wie die Cryptodiren und Pleurodiren den Kopf unter dem Gehäuse verbergen, hängt

---

[1]) Schmidt, O., Über Schuppenrudimente und Hautsinnesorgane bei Emyda. Zoolog. Anzeiger 1920.

[2]) Lydekker, R., Catalogue of Fossil Reptilia and Amphibia of Brit. Museum. Vol. III. London 1889.

[3]) Hay, O. P., Phylogeny of the Shell of Testudinata. Journal of Morphology 1922.

wohl mit dem Lungenbaue zusammen, denn da sich bei den Cryptodiren die Lunge beim Atmen gegen rückwärts ausdehnen konnte, so wurde bei ihnen im vorderen Teile der Schale Raum für den Schädel frei, bei jenen Formen jedoch, bei denen das Atmen vorwiegend mit dem vorderen Lungenabschnitte erfolgte, war dies natürlich nicht der Fall: hier konnte der Schädel nur seitwärts unter dem Panzer verborgen werden.

Was die Halsflexur der Schildkröten und namentlich die der Cryptodiren betrifft, so weisen die Verhältnisse bei den Amphichelyden mit noch wenig biegsamem Halse darauf, daß die Flexionsfähigkeit und damit die Bildung mechanisch bedingter gewölbter Wirbelcentra von zwei Punkten des Schildkrötenhalses ausging. Sie schritt gegen die Halsmitte fort, wodurch hier zufällig kein bikonkaver, sondern ein bikonvexer Wirbel entstand. Später scheint sich dieser bikonvexe Wirbel bald kaudalwärts, bald kranialwärts so verschoben zu haben, daß schließlich bei Testudo Leithi nur procöle, bei den Trionychiden aber schließlich nur opistocöle Wirbel übrig blieben.

Schon etwas pleurodir gebaute triadische Amphichelyden sind, wie das Becken zeigt, die Proterochersidae. Die Plesiochelydae des Jura sind z. T. schon vielleicht die Ahnen der Pleurodiren, noch unbeschriebene Fragmente echter Pleurodiren finden sich im Cambridger Grünsand. Die Thalassemydae scheinen nur marin spezialisierte Amphichelyden zu sein, die den Hals nur seitwärts biegen konnten (Originaluntersuchungen am Münchener Materiale). Als Vorfahren der Cryptodiren haben die triadischen Triassochelyden und die mesozoischen Pleurosternidae zu gelten. Letztere führen z. T. wohl zu den Chelydriden und (über die Dermatemydiden?) zu den Cheloniden und vielleicht im Wege der Tretosterninae zu den Trionychiden. Die Testudininen und Cinosterninae scheinen ziemlich sicher von primitiven Dermatemydidae zu stammen.

Die im vorliegenden erörterten Grundzüge der Evolution der Testudinaten werden ausführlicher übrigens in der im Druck befindlichen Arbeit über Kallokibotium erörtert werden.

Dasselbe Dunkel, das den Ursprung aller permischen Reptilien umhüllt, umhüllt auch den Ursprung der Pelycosaurier, immerhin kann ein ophiacodonartiges Tier gut als deren Ahne gelten. Dieser Form wären dann einerseits die Thecodontier, andererseits aber jene Tiere entstammt, die zu den Poliosauriden und zu den Casaeidae

führten. Watson meint allerdings gesprächsweise, daß die Thecodontier und Pelycosaurier verschiedenen Ursprung haben. In der permischen Araeoscelis liegt wohl ein indirekter Vorfahre der triadisch-jurassischen Acrosaurier vor, freilich dürften diese „Acrosaurier" auch andere, weniger gestreckte Formen als Pleurosaurus umfaßt haben.

Obzwar uns über die Stammesgeschichte der Squamaten nur sehr wenig bekannt ist, weist sie doch einen Lichtpunkt auf: dies ist die explosive Artenbildung bei den Dolichosauriern in den Neocomschichten Dalmatiens. Nopcsa wies nach[1]), daß in den Neocomschichten dieses Gebietes nicht weniger als sechs gute, nahe miteinander verwandte und durch Übergangstypen verbundene Reptiliengenera vorkommen, bei denen die extremen Typen große Differenzen zeigen. Diese Differenzierung fällt mit der Annahme einer neuen, durch eine marine Transgression bedingten Lebensweise zusammen. Die bei einigen dieser Typen und bei einer dort gefundenen und mit diesen Typen nahe verwandten Schlange vorkommende Pachyostose zeigt auf Stoffwechselstörungen in dieser Gruppe und da es nun bekannt ist, daß verschiedene Vergiftungserscheinungen auch die Geschlechtszellen beeinflussen, und da eine Störung der Erblichkeitsvorgänge mithin bei Stoffwechselstörungen möglich wäre, da ferner eben die große Variabilität der Neocomlacertilier Dalmatiens scheinbar tatsächlich auf eine recht bedeutende Störung der Erblichkeitskonstanz hinweist, so kann dieser Fall als recht typischer Fall einer abnormen, explosiven Artenbildung gelten. Es scheint, als ob sich solche explosive Artenbildungen häufig am Anfange von Reihen finden würden[2]), wogegen die späteren, einem ganz bestimmten Leben angepaßten Glieder dieser Reihen zu erstarren scheinen oder sich nur in der eingeschlagenen Richtung spezialisieren. Vielleicht liegen ähnliche, endocrine (?) Vorgänge, wie die bei den Neocomlacertiliern auch bei anderen Gruppen vor, bleiben uns aber, weil sie sich nicht im makroskopischen Knochenbaue zeigen, derzeit verborgen.

Die Pelycosaurier beanspruchen deshalb unser Interesse, da unter ihnen eine Form auftritt, die vielleicht auf Teratologie hinweist. Dies ist der Tetraceratops Matthews[3]). Im Gegensatze

[1]) Nopcsa, Eidolosaurus und Pachyophis. Palaeontografica 1923 (im Druck).

[2]) Dies kann eine Erklärung für manche Radiation und die sog. Plastizität primitiver Formen abgeben (vergl. Hennig, Tübing. Naturwiss. Abhandl. Heft 4, pag. 12).

[3]) Matthew, A four-horned Pelycosaurian from the Permian. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New York 1908.

zu allen anderen Pelycosauriern, deren Schädel stets glatt ist, trägt er vier Hörner. Da Tetraceratops plötzlich und unvermittelt auftaucht und auch gleich wieder verschwindet, andererseits es aber von Hornbildungen bekannt ist, daß sie sich als teratologische Bildungen isoliert. auch bei Pferden finden, ferner teratologische Bildungen zuweilen erblich sind (Syndaktylie bei Mensch und Schwein[1]), Oligophalangie bei Menschen[2])), so fragt es sich, ob nicht auch bei Tetraceratops eine ähnliche Variation vorliegt.

Was das exzessive Wachstum aller der Rückenstacheln betrifft, die man bei den Dimerodontinae und bei den Edaphosauridae (Tab. V, Fig. 14) antrifft, so gleicht diese Hypertrophie, die schließlich offenbar zum Untergang der Arten führte, gut der riesigen Geweihbildung der modernen Hirsche. Schon vom gewöhnlichen Hirsche ist es in Jägerkreisen bekannt, daß er durch das wiederkehrende Wachsen der Geweihe jährlich sehr geschwächt wird, in viel größerem Maßstabe mußte natürlich so eine Schwächung beim Riesenhirsch erfolgt sein und doch entwickelte sich bei ihm das Geweih, derart Unheil bereitend, weiter. Ein ganz analoges, exzessives, daher auch unheilbringendes Wachstum liegt wohl auch bei den Rückenstacheln von Dimetrodon und Edaphosaurus vor[3]).

Watson wies darauf, daß die Veränderungen an der Basis der Hirnhöhle in der Linie Diopaeus-Dimetrodon genau dieselben sind, wie in der Linie Leptotrachelus-Diademedon; sie bestehen aus einer Verdünnung der Schädelbasis, einem Vorwärtsgreifen des Prooticum und einer Vergrößerung der Hirnhöhle. Da die zu Dimetrodon und Gomphognathus aufsteigenden Reihen andere Schläfenbögen haben, handelt es sich offenbar um einen herrlichen Fall paralleler Entwicklung durch latente Homoplasie, wobei die permische Formengruppe auf einem tieferem Entwicklungsstadiume Halt zu machen scheint, als jene, die vom Perme in die Trias hinaufreicht. Die Watsonschen Vergleiche, die jetzt noch eine gerade Linie vortäuschen, werden ihre wahre Natur dann enthüllen, wenn man auch die Ausgangspunkte beider Reihen, nämlich die Hirnstruktur von Varanosaurus und Scaloposaurus heranzieht.

[1]) Für Schweine schon von Darwin erwähnt, für Menschen Hilbert, R., Münchener Mediz. Wochenschrift Nr. 39, 1904.

[2]) Cragg-Drinkwater, Hereditary absence of Phalanges through five Generations. Journal of Genetics. London Vol. VI, 1916.

[3]) Hennig, Palaeontolog. Beiträge zur Entwicklungslehre. Tübinger Naturwiss. Abhandl. Heft 4, 1922, pag. 22—25.

Im Gegensatze zu den Testudinaten, Sauropterygiern, Ichthyopterygiern und Pelycosauriern, die alle bloß monotone Gruppen blieben, sind, analog wie die Theromorphen des Perm auch die auffallend agilen Thecodontier der Trias Reptilien, die eine große Formenfülle erzeugten. Sie waren z. T. schon Zeitgenossen von Scelorsaurus, aber viel schneller als diese und alle anderen damaligen Tiere. Die ältesten Thecodontier, die wir überhaupt kennen, stammen zwar aus dem Perm (Proterosaurus), eine größere Bedeutung erlangen aber diese Tiere erst in den trockenen Gebieten der Trias. In Schottland haben sich die Reste der Thecodontier in fluvialen Quarzaufschüttungen gefunden, in Südafrika kommen sie ausschließlich oberhalb der Lystrosauruszone in z. T. bunten Schichten vor[1]).

Die erste Evolution, die wir in dieser Gruppe verfolgen können, besteht in der Entwicklung acrodonter Zähne, was zu den eigentlichen Rhynchocephalen hinführt, und dann bildet sich eine Gruppe, die einen sehr kräftigen Schnabel und kleine, aber offenbar in Rückbildung befindliche Plasterzähne am Gaumen aufweist, und dies sind die Rhynchosauridae. Der Schnabel dieser Formen läßt sich infolge der Länge des oberen Kiefers am besten mit dem Schnabel jener Papageien vergleichen, die den langen Schnabel dazu verwenden, um im Erdreiche nach den ihre Nahrung bildenden Knollen und Zwiebelgewächsen zu bohren[2]). Anbetracht der Ähnlichkeit des Schnabels beider Formen glaube ich, daß sich auch Hyperodapedon und Rhynchosaurus in den von ihnen bewohnten recht trockenen Gebieten von ähnlich gebauten Pflanzen nährten.

Die Choristoderen sind eine Gruppe aquatischer Rhynchocephalier, die offenbar von ziemlich primitiven Vertretern dieser Ordnung stammen. Auf ihre Beckenevolution wurde schon gewiesen.

Noch formenreicher als der Zweig der Thecodontier, aus dem die Rhynchocephalen stammen, war jener halb zweibeinige, schon aus dem Perm bekannte Zweig, der zu den Dinosauriern führte. Der zu den Parasuchiern führende Zweig wurde blad steril.

Über die verschiedenartigen mechanischen Anpassungen der Wirbelsäule der Saurischier und der Ornithischier an die bipede Gangart wurde schon manches geschrieben. Nopcsa wies auf die Genese der opistocoelen Wirbel[3]). Auch die Zehen-

---

[1]) Haughton, Trans. Geol. Soc. S. Afrika 1919.

[2]) Hilzheimer, Biologie der Wirbeltiere. Stuttgart 1913, S. 501.

[3]) Nopcsa, Notizen über Dinosaurier, Teil I—V. Zentralbl. f. Min., Geol. u. Palaeont. 1916—1918.

reduktion der Füße der bipeden Formen ist bekannt[1]), was aber bisher wenig beachtet wurde und doch bei verschiedenen Dinosaurier-Gruppen auffällt, ist die sekundäre Vergrößerung der Arme. Sowohl bei den Coeluriden als auch den Sauropoden sind bei den primitiven Formen, so wie bei den Ornithopoden und den Megalosauriden, die Arme immer kurz, bei den oophag spezialisierten Coeluriden und bei einigen Sauropoden sind sie jedoch recht lang. Diese neuerliche Verlängerung der Arme dieser Tiere infolge eines neuerlichen Gebrauches spricht gegen die Irreversibilität der Evolution. Experimente an dem normalerweise blinden Grottenolm zeigen, daß aus dieser blinden Form auch sehende Formen wieder entstehen können. Fejerváry wies auf die Wichtigkeit dieser Erscheinung[2]). Da nun Weidenreich[3]) gezeigt hat, daß bei individuell erworbenen Eigenschaften sich zuerst bloß die Fähigkeit vererbt, diese Eigenschaften auf den gleichen Reiz hin wieder leicht zu entwickeln, daß sich ferner dann später ein zweites Stadium einstellt, wo sich die neue Eigenschaft zwar anlegt, aber ohne Reiz nicht recht entfaltet und daß sich die betreffende Eigenschaft erst in einem dritten Stadium der Fixierung auch reizlos völlig entwickelt, daß mithin alles resumierend noch nicht fixierte Eigenschaften labil sind, und da wir nun ferner im Laufe dieser Arbeit ein Persistieren embryonaler Merkmale fanden, so glaube ich, daß das Unterbleiben der Reduktion der Vorderextremitäten mancher Saurischier dem Unterbleiben der Augenreduktion jener Grottenolme vollkommen analog ist, die bei Tageslicht großgezogen wurden. Daß ein durch neue Beanspruchung wieder gestärktes Organ eines bedeutenden Wachstums fähig ist (Brachiosaurus), ist phyllogenetisch besonders wichtig.

Der scheinbare Widerspruch, der darin gelegen ist, daß die Evolution zuweilen nicht das alte Organ vergrößert sondern sich neuer Organe bedient (Schlundatmung der Trionychiden statt Kiemenatmung), ist, wie mir scheint, dadurch erklärbar, daß es von wesentlicher Bedeutung ist, ob ein zu

---

[1]) Abel, Grundzüge der Palaeobiologie der Wirbeltiere. Stuttgart 1912.

[2]) Fejerváry, Quelques observations sur la loi de Dollo et l'epistrephogénèse. Bullet. Soc. vaudoise des sciences naturelles. Lausanne 1921.

[3]) Weidenreich, Das Evolutionsproblem. (Hier wäre die von Wißmann übernommene Angabe, daß der Grottenolm seit der Kreidezeit in den Höhlen des Karstes lebt, dahin richtigzustellen, daß sogar die im Kreidekalk des Karstes befindlichen Höhlen bloß jungtertiär sind.)

vikarierender Funktion geeignetes Organ im Körper des Tieres vorliegt. In Fällen, wo so ein, womöglich ein Oriment bildendes, wenn auch etwas anders funktionierendes Organ vorliegt, wird dies herangezogen werden, denn eine derartige Evolution erfolgt gewiß relativ leicht; in anderen Fällen jedoch, wo entweder die Reduktion erst schwach war oder kein vikarierendes Organ vorliegt (ich verweise auf die gelegentliche „myeloide Modifikation" von Milz und Leber), wird offenbar der beschwerlichere Weg betreten werden müssen, zuerst das geschwächte Organ zu benutzen, dann es so vor weiterer Reduktion zu bewahren, und erst darauf kann sich ein Wiederwachsen ergeben. Zum Aussterben muß führen, wenn bei irgendso einem Dilemma weder die eine noch die andere Lösung möglich ist. Wie weit nun ein Organ, das embryologisch angelegt wird, einer Wiederverjüngung fähig sei, entzieht sich derzeit unserer Kenntnis.

Sehr lehrreich ist, daß sich bei den Theropoden die Vergrößerung der Vorderextremitäten nur bei den Coelurosauriern einstellt, also Tieren, wo der Kiefer als Greiforgan der Beute wegfällt, denn dies zeigt die Korrelation zwischen Hand und Kiefer. Umgekehrt geht mit dem Plumperwerden der Megalosaurier eine Kieferverkürzung und eine sehr starke Reduktion der Hand einher. Jetzt erinnern wir uns wieder, daß wir auch bei den Pelycosauriern ähnliches fanden, wo die schwerbeweglichen Formen stark gekürzte Kiefer haben. In Korrelation mit diesen Veränderungen haben die schwergebauten, einer Hand entbehrenden Megalosaurier einen raubvogelartigen Fuß mit stark entwickeltem Hallux, wogegen bei den leichtgebauten Formen, die eine wohlentwickelte, terrestre, dreifingerige Hand haben, der Hallux reduziert ist und der Fuß ein Bewegungsorgan bleibt.

Von ganz besonderem Interesse ist, daß sich bei einem kretazischen Coelurosaurier (Struthiomimus) als Anpassung an die bei carnivoren Tieren auftretende Oophagie sogar Zahnlosigkeit einstellt. Die Gewohnheit, nebst vielen kleinen Tieren und Insekten schließlich auch Eier zu fressen, findet sich bei carnivoren Tieren mehrfach. Unter den Säugetieren sind es an erster Stelle die Marder, die hier zu erwähnen wären (ein Ei des Palaeobiolog. Lehrapparates d. Wiener Universität zeigt noch die Zahnspuren), unter den Schlangen ist Dasypeltis zu erwähnen, unter den Lacerten sind es die Varaniden. Diese aus „Leckerhaftigkeit" leicht erklärliche Gewohnheit ist mit jener der neuseeländischen Keas

vergleichbar, die ursprünglich ganz harmlose, Beeren fressende Vögel waren, bis sie auf Geschmack des rohen Schaffleisches kamen[1]). Ob so etwas auf die endokrinen Drüsen wirkt, muß dereinst festgestellt werden.

Auch ein anderer Zug ist bei den Sauropoden phylogenetisch ziemlich wichtig, dies ist deren große Hypophyse (Taf. VI, Fig. 15). Bei den Dinocephaliern war die Größe der Hypophyse mit Periostwucherungen gepaart, bei dem Sauropoden ist sie mit einem Persistieren der Knorpelmassen an den Extremitäten und mit Riesenwuchs verbunden. So wie bei den Dinocephaliern ist nun auch bei den Sauropoden insofern ein Nahrungswechsel konstatierbar, als die Plateosauriden omnivore Tiere recht trockener Gebiete sind, die Sauropoden jedoch jedenfalls Tiere vegetationsreicher tiefer Sümpfe. Auf diese Weise geht auch bei diesen ungeheuren Tieren ihr ganz merkwürdiger Bau, der eine Folge der Kombination von Riesenwuchs mit amphibischer Lebensweise ist, auf eine Funktionsstörung zurück. Mit der Hyperfunktion der Hypophyse dieser Tiere hängt vielleicht auch deren Aussterben zusammen, denn Keimdrüse und Hypophyse sind, wie ja bekannt, in enger Korrelation[2]). — Vielleicht ist es zweckdienlich, an dieser Stelle zu erwähnen, daß bei einigen pflanzenfressenden Säugetieren (Schafen) die Hypophyse relativ groß ist.

Im Gegensatze zu den meisten bisher besprochenen Formen zeigt bei den Dinosauriern der Atlas starke Modifikationen. Bei den kurzhalsigen primitiven und namentlich permischen Reptilien sind die beiden Seitenteile des Atlas durch den Odontoid von Epistropheus getrennt, und das gilt auch für die Testudinaten. Bei den langhalsigen Plesiosauriern findet zuweilen schon eine Berührung dieser Teile mit dem Epistropheus statt, und der Odontoid ist etwas reduziert und zwar bei den Kreideformen (Trinacromerum) mehr als bei den Typen des Jura (Peloneustes); bei den kurzhalsigen Lacertiden und den kurzhalsigen Rhynchocephalen sind relativ alte Verhältnisse gewahrt (freilich sind sie gegenüber den Typen des Perm doch modern), bei den Saurischiern sind schon bei den Plateosauriden der Trias die Verhältnisse stark spezialisiert, bei den kretazischen Megalo-

[1]) Hilzheimer, Biologie der Wirbeltiere. Stuttgart 1913, S. 501.

[2]) Nopcsa, Notizen über Dinosaurier, Teil I—V. Zentralblatt f. Min., Geol. u. Palaeont. 1917—1918.

sauriern noch mehr, am stärksten aber sind sie modifiziert bei den langhalsigen Sauropoden und einigen Thyreophoren. In Übereinstimmung mit der großen Beweglichkeit des ganzen Halses bildet bei den Sauropoden der Atlas einen festen Ring, der den Epistropheus aufnimmt und nur ganz oben klafft. Eine ganz gleiche Atlasmodifikation findet sich bei Struthiosaurus, bei dem die Rumpfbewegung recht beschränkt war, denn hier gleicht der Atlas ganz dem eines Vogels (unbeschriebenes Material).

Sehr interessant ist, daß sich unter den Coluriden die gleiche Pneumatizität des ganzes Skelettes findet wie bei den Pterosauriern; darauf wird zurückgegriffen werden. —

Unter den Orthopoden sind die Trachodontiden und die Kalodontiden zwei recht scharf getrennte Gruppen. Bei der ersteren erfolgt die Herstellung einer Kaufläche durch die enorme Vermehrung der Zahl der Zähne, was zu einer Schwächung des Einzelzahnes, dann zu einer sehr starken Erweiterung der Alveolen führt und endlich mit einer sehr großen Materialverschwendung endet; bei der anderen Gruppe erfolgt die Herstellung einer Kaufläche durch die einseitige Vermehrung des Emails[1]) aber nicht durch Einfaltung desselben in den Zahn. Vergleicht man diese beiden, von den herbivoren Ornithopodiden eingeschlagenen Wege mit dem Wege der Gomphognathier, so sieht man, daß sie diametral entgegengesetzte sind. So wie die Dinosaurier außer durch die scheinbare Unfähigkeit ihre Zähne zu verstärken auch durch andere Züge des Skelettes an die Vögel gemahnen, genau so gemahnen wieder die Gomphognathier in vielem an die Säuger (Kieferartikulation, Hirn, Becken). Wieder haben wir es mit zwei hochspezialisierten Gruppen zu tun, in denen sich eine die Evolution verschieden orientierende, latente Homoplasie kundgibt.

Auch in den Sexualornamenten vieler Dinosaurier und vieler Theromorphen läßt sich derselbe Einfluß latenter Homoplasie erkennen, denn bei den Dicynodentiern finden sich so, wie oft bei den Mammaliern, große Eckzähne als Sexualmerkmal, wogegen sich die Dinosaurier, z. B. Ceratosaurus, Tyrannosaurus und die Trachodontiden durch fleischige Lappen und mediane Kämme am Schädel[2]) charakterisieren. Dies geht den Mammaliern gemeiniglich ab, kommt aber bei den Vögeln häufig vor.

---

[1]) Nopcsa, Die Dinosaurier der siebenbürgischen Landesteile Ungarns. Jahrb. K. ungar. Geolog. Reichsanstalt Budapest 1915.

[2]) Nopcsa, Notizen über etc. loc. cit. 1917—1918.

Als schöner Beleg für die Irreversibilität der Evolution läßt sich der neu erworbene Processus pseudopectinealis der Orthopoden zitieren, denn dieser übernimmt nach der völligen Reduktion der gegen rückwärts rotierten Pubis die ganze Funktion dieses Knochens. Auch bei den Krokodilen kommt etwas Analoges vor, hier wird die Pubis durch die Praepubis ersetzt.

In allen den von den Thecodontiern aufwärts führenden Gruppen wird die Vorderextremität teilweise zur Greifhand, wie dies von Steiner nachgewiesen wurde[1]). Während aber bei primär arborikolen Tieren bei gleichzeitiger Entwicklung einer Greifhand mit langer vierter Zehe die Verbindung des Schultergürtels mit dem Rumpfe fest bleibt, wird sie bei jenen Tieren, bei denen ein Auseinanderspreizen der Arme wegfällt, durch Clavicularreduktion gelockert. Hystrix und Erethizon[2]) sind besonders schöne Beweise unter den Nagern, die Zahl läßt sich aber vermehren. Da sich bei den Dinosauriern, dann bei den Krokodilen und auch bei den Pterosauriern Clavicularreduktion einstellt, muß in der Evolution dieser Gruppen offenbar ein gemeinsames Stadium liegen, wo eine dreifingerige Greifhand angestrebt wurde und Clavicularreduktion eintreten konnte: dies weist auf eine teilweise Bipedie, die aus einem bären- oder katzenartigen Stadium hervorging, denn nur in so einem Stadium wird die Hand zwar noch zum Gehen, aber auch schon zum Ergreifen der Beute benutzt. Als direkte Erben dieser terrestren Bipedie müssen die Dinosaurier erscheinen, arborikol wurden Scleromochlus und die Tribelesodontidae, Wasser- und Sumpfbewohner die Krokodile.

Der Unterschied zwischen der Greifhand terrestrer und arborikoler Tiere wurde von Nopcsa[3]) besprochen. Er kulminiert darin, daß bei den arborikolen Tieren der vierte, bei den terrestren jedoch meist der dritte Finger der längste ist. Dieser Unterschied bleibt sogar dann bestehen, wenn ehemals arborikole Tiere sekundär zu einer bipeden Gangart übergehen und infolgedessen wie das Känguruh einen scheinbar tridactylen Fuß entwickeln. Im Gegensatze zu den Vögeln, Dinosauriern und Springmäusen ist bei dem fast tridactylen Känguruh nicht die dritte Zehe die längste sondern die vierte.

---

[1]) Steiner, H., Die ontogenetische und phylogenetische Entwickung des Vogelflügel-Skelettes. Acta Zoologica, Stockholm 1922.

[2]) Weber, M., Die Säugetiere. Jena 1904, S. 505.

[3]) Nopcsa, F., On the origin of flight in birds. Proc. Zool. Soc. London 1923 (in Druck.)

Die Ceratopsiden sind jene Gruppe fossiler Reptilien, die das Interesse besonders wegen der starken Hornbildung am Schädel fesselt. Hornbildungen finden sich als Schutzmittel zwar auch bei anderen Reptilien, aber als Waffen, die sich mit den Waffen der späteren herbivoren Ungulaten vergleichen lassen, sind sie nur bei den gleichfalls herbivoren Ceratopsiden bekannt.

Im allgemeinen hat man bei jeder echten Hornbildung die knöcherne Unterlage zu unterscheiden, die zuweilen von einem, sekundär von der Basis abgeschnürtem Centrum verknöchert[1]) (eine solche Abschnürung scheint sich derzeit z. B. bei dem medianen Stirnzapfen der Giraffiden anzubahnen[2])) und der zuweilen wenig veränderten epidermalen Lage (Giraffen, Gabelbock[3])). Die knöcherne Basis erinnert stark an eine pathologische Exostose, die sich wenn stark z. T. ohne epidermale Veränderungen auch auf solche Schädelknochen ausdehnt, die mit der Hornbildung nichts zu tun haben (ersteres bei Giraffen, letzteres bei Rhinoceros sumatrensis und Rh. bicornis, im Gegensatze hierzu Okapia und Rh. unicornis[4]). Das Absterben des Bastes[5]), und das Abwerfen der Stangen[6]) der Cerviden und das Abwerfen der Hornscheide bei Antilocapra sind z. T. nekrotische Vorgänge, die durch Zunahme der Längenausdehnung[7]) oder Verdichtung des knöchernen Zapfens[8]) hervorgerufen werden.

Da sowohl die Entwicklung des Geweihes der Cerviden als auch jene der Hörner der Cavicornier tumorenhafte Züge aufweist (Zellknospung im nachwachsenden Hirschgeweih[9]), Entwicklung von Horn oder Tumoren bei wiederholter Verletzung der Epidermis der Cavicornier[10])), da beim Menschen cutane Hornbildung und Tumoren-

---

[1]) Boas, Das Gehörn von Antilocapra. Dansk Vidensk Selk. Biolog. Meddelelser vol. I, Kopenhagen 1917.

[2]) Originalbeobachtung an Schädeln des Brit. Mus. Nat. Hist. London.

[3]) Boas, Das Gehörn von Antilocapra loc. cit.

[4]) Originalbeobachtungen an Schädeln des Brit. Mus. Nat. Hist. London.

[5]) Macewen, W., The Growth and Shedding of the Antler of the Deer. Glasgow 1920.

[6]) Macewen, W., The growth etc. loc. cit.

[7]) Boas, Das Gehörn von Antilocapra loc. cit.

[8]) Macewen, W., The growth etc. loc. cit.

[9]) Maceven, W., The growth etc. loc. cit. 1920.

[10]) Beatti, Geschwülste bei Tieren. Zeitschrift für Krebsforschung 1916. Bommer, Bisherige Ergebnisse der experimentellen Krebsforschung. Zeitschrift für Krebsforschung 1922. Vergleiche auch Saul, Untersuchungen über die Aetiologie und Biologie der Tumoren (Zentralblatt für Bakterienkunde Vol. 84, 1920), wo der Verf. seine Ansicht dahin zusammenfaßt, daß alle Erreger chronischer Entzündungen, exogene Gifte, termochemische und photochemische Schäden und traumatische Verletzungen Tumoren erzeugen können.

bildung zusammen vorkommen (Cornu cutaneum[1])), da bei Vögeln normale Hornbildung mit glattem knöchernem Substrat und multiple Exostosenbildung am Flügel vikarierend auftreten (man vergleiche die Sporenbildung am Flügel von Plectropterus und Chauna einerseits und die Exostosenbildung am Flügel von Pezophaps anderseits), da sich ferner bei stark hornbewehrten Tieren, ohne Rücksicht darauf, ob das Horn mehr knöcherner oder mehr cutaner Natur ist, ein Weitergreifen der Exostosenbildung einstellt, das sogar zu mehrfacher Hornbildung führt (man vergleiche Rhinoceros sumatrensis und R. unicornis, ferner die Giraffen und endlich Tetraceros), endlich solche Exostosen auch unter normaler Haut auftreten, so zeigt es sich, daß Hornbildung, Geweihbildung und Geschwulstbildung nahe verwandt sind.

Zu all diesem ist noch hinzuzufügen, daß knöcherne Hornbildung zuweilen spontan auftritt[2]) oder sich als Reaktion auf ein Cornu cutaneum einstellt[3]), daß Hornbildung ein Sexualcharakter wird, daß in Mäusefamilien, in denen Tumorenbildung erblich auftritt, Kastration den Prozentsatz der Tumorenbildung von 60—70% auf 9% herabsetzte und auch sonst hemmt[4]), daß bei Rehböcken Kastration die Geweihbildung oder wenigstens deren zur Nekrose führendes basales Wachstum verhindert (zu Kachexie führende Perückenbildung[5])), daß Injektion von, aus dem vorderen drüsigen Hypophysenteil gewonnenem Tethelin das Wachsen von Tumoren befördert[6]), und daß der Zusammenhang des vorderen Hypophysenteiles mit dem Geschlechtsleben längst bekannt ist. Auch Bielchen[7])

---

[1]) Moure, Corne frontale. Bull. et Mem. Soc. Anatom. Paris 1913.

[2]) Zwei, miteinander verwandte Pferde, deren Stirnbeine im Brit. Mus. Nat. Hist. sind, zeigen paarige, ehemals an der Spitze mit Knorpel bedeckte Protuberanzen des Frontale, die von normaler Haut bedeckt waren.

[3]) Wilckens-Duerst, Naturgeschichte der Haustiere. 2. Auflage, 1905. (Es handelt sich um ein Rind aus Senegambien.)

[4]) Loeb, L., Heredity and internal secretion in the origin of cancer in mice. Amer. Journal of Physiolog. 1916. Kottmaier, Zur aetiologischen Therapie des pathologischen Wachstums. Fortschritte der Medizin Nr. 16, 1920. Lauterborn, Die Entstehung wuchernder Geschwülste durch Störungen der inneren Sekretion. Zeitschrift für Krebsforschung Vol. 15, 1916. Schwarz, Die wichtigeren Ergebnisse der experimentellen Geschwulstforschung seit 1914. Zentralbl. für Haut- und Geschlechtskrankheiten 1921.

[5]) Lauterborn, Die Entstehung wuchernder etc. loc. cit. 1916.

[6]) Brailsford-Burnett, Journal experimental medicine. Newyork 1916.

[7]) Bielchen, E. O., Über den Einfluß krankhafter Zustände auf die Entwicklung sekundärer Geschlechtscharaktere bei Vögeln. Zoolog. Anzeiger Vol. 55, 1922.

seine wichtige Beobachtung über die Beeinflussung der sekundären Geschlechtsmerkmale durch Giftstoffe ist an dieser Stelle zu erwähnen.

Vielleicht ist sogar der ganz unzweckmäßige Haarschopf, der bei den primitivsten Säugetiergehörnen vorkommt, mit der Borstenbildung auf Muttermalen vergleichbar, denn auch Muttermale zeigen, wie jede Tumorenbildung[1]), die Tendenz, sich erst nach dem fünfzigsten Jahre bösartig zu entwickeln, und dadurch verraten sie und wohl alle Tumoren ihren Zusammenhang mit der auch um diese Zeit auftretenden sexuellen Involution. Bei sehr alten Rehgaisen treten zuweilen gleichfalls Geweihe auf[2]). Auch das zur Geweihnekrose führende Wachstum der Rose findet nach der Brunstzeit, also ebenfalls während der Zeit einer temporären Involution (i. e. eines Stillstandes der Geschlechtsfunktion) statt, endlich zeigen die von Ulenhut für Amblystoma entworfenen Wachstumskurven, daß die Brunstzeit sogar bei diesen Tieren eine Periode ist, in der das Wachstum normalerweise stagniert, wogegen es nach dieser Periode wieder einsetzt[3]).

Alle diese Momente weisen, wie mir scheint, darauf, daß jede Hornbildung primär vielleicht bei beiden Geschlechtern als ganz zwecklose Reaktion entsteht und daß nur später eine Funktionsübernahme und Beschränkung auf das männliche Geschlecht eintritt.

Die auch bei Ceratopsiden nachweisbare große Mannigfaltigkeit der Hornbildung könnte nach dieser Hypothese als Störung der die Erblichkeit regelnden Faktoren gedeutet werden. Diesbezüglich kann auf Joests[4]) und Cunninghams[5]) Ausführungen gewiesen werden.

So wie bei den Cavicorniern waren auch bei den Ceratopsiden beide Geschlechter bewehrt.

Der gemeinsame Ahne der Saurischier und Orthopoden war, wie Nopcsa[6]) auseinandergesetzt hat, ein leichtgebautes, flinkes Reptil, das hohle aber nicht pneumatisierte Knochen hatte und

---

[1]) Wolf, Die Lehre von der Krebskrankheit, Vol. III. Jena 1913.

[2]) Lanterborn, Die Entstehung wuchernder etc. loc. cit. 1916.

[3]) Ulenhut, Experimental Production of Gigantism by feeding on the anterior lobe of the hypophysis. Journal of General Physiology 1921.

[4]) Joest, E., Zur Frage der biologischen Entstehung der Mißbildungen. Virchov Archiv für patholog. Anatomie Vol. 234, 1921.

[5]) Cunningham, Hormones and Heredity; a discussion of the Evolution of the Adaptations. London 1921.

[6]) Nopcsa, Notizen über Dinosaurier, Teil 5. Zentralbl. f. Min., Geol. und Palaeont. Stuttgart 1918.

seinen leichten — mit breiter, der Tubera basiocipitalia ermangelnder Schädelbasis und mit praelacrymalem Durchbruche versehenen — Kopf rechtwinkelig zur Halsachse trug. Der aus zahlreichen Wirbeln bestehende Hals dieses Tieres war lange und leicht beweglich, sein Schultergürtel war auf Sternum, Scapula und Coracoid reduziert, Ventralrippen waren vorhanden. Die Hinterfüße waren viel länger als die Vorderfüße, die Gangart zweibeinig. Diese wohl carnivore, laufende, hypothetische Ahnenform bildete einerseits die Stammform für alle Vögel, die sich, wie Nopcsa[1]) erst jüngst wieder auseinandersetzte, aus einem „running Proavis" entwickelt haben müssen, anderseits aber die Stammform aller Dinosaurier. Wie man sieht, stand diese Stammform dem permischen Protorosaurus nahe. Wegen der Federentwicklung aus Schuppen sei noch auf eine Arbeit Duerdens[2]) gewiesen. Die Annahme einer gemeinsamen Stammform aller Dinosaurier nötigt zur Vereinigung der Saurischier und Orthopoden.

So wie Dinosaurier und Vögel müssen auch alle Praepubici von einem primitiven Thecodontier stammen, doch zeigte dieser Vorfahre anderen Bau. Solange wir nichts Genaueres über die primitiven terrestren Krokodile des unteren Jura wissen, können wir den Bau ihres Beckens und den ihrer Hand zwar nur teilweise verstehen, aber immerhin läßt sich, trotz des großen Unterschiedes zwischen einem kretazischen Pterosaurier und einem rezenten Krokodile das erkennen, daß beide Typen im wesentlichen doch nahe verwandt sind.

Abstrahiert man einerseits von einem rezenten Krokodile alle jene durchaus oberflächlichen Züge, die es mit den Phytosauriern gemeinsam hat, anderseits aber von einem Pterosaurier wieder alle jene, allerdings stark entwickelten Züge, die bloß Anpassungserscheinungen an das Fliegen sind[3]), so gelangt man bei beiden Gruppen sehr leicht zu je einer primitiven Form, die thecodontierartigen Schädel, bloß sieben Halswirbel, teilweise reduzierten Schultergürtel, hohle Extremitätenknochen und ein Becken mit Praepubis hatte. Diese Form ist offenbar der Ausgangspunkt der Pterosaurier und Krokodile, und zwar entstanden offenbar aus

---

[1]) Nopcsa, On the Origin of flight in birds. Proc. Zool. Soc. London 1923.

[2]) Duerden, J. E., The Origin of feathers from the scales of Reptiles. South Afric. Journal of Science 1922.

[3]) Nopcsa, Neubeschreibung des Triaspterosauriers Tribelesodon. Palaeontolog. Zeitschrift. Berlin 1922.

mehr dem Baumleben angepaßten Arten die schließlich fliegenden Pterosauriern, wobei Tribelesodon eine Zwischenform abgab, aus den jedoch mehr an das Wasser- oder Sumpfleben angepaßten Formen gingen die Krokodile hervor.

Von Interesse ist, daß sich die ursprünglich wohl limnischen Krokodile während der Transgression des Lias verhältnismäßig schnell an das Leben im Meere anpaßten. Diese Tatsache ist deshalb wichtig, denn auch bei den Pythonomorphen wurde erkannt, daß ihre recht rapide marine Anpassung mit einer marinen Transgression und zwar der neocomen coincidiert. Auf diese Weise wäre vielleicht auch die Ursache der Entstehung der marinen Krokodile in einer geographischen Umwälzung zu suchen.

Höchst wahrscheinlich will nun erscheinen, daß die stärkere Inanspruchnahme der ventralen Schenkelmuskulatur der Krokodile beim Schwimmen ihrerseits wieder der Grund war, weshalb alle jenen ventralen Muskeln, die während der terrestren Lebensweise dieser Gruppe an der reduzierten Pubis inseriert hatten, allmählich neue Stützpunkte suchten. Dies könnte deren Ausbreitung auf die Bauchrippen erklären, und so würden wir wieder zu einer Hypothese gelangen, welche die Verbreiterung der letzten Bauchrippen der Krokodile und ihre Heranziehung gegen das Becken als Praepubis erklären würde. Man braucht bloß, damit diese scheinbar gewaltsame Erklärung etwas plausibler erscheine, die medial noch auffallend schmale Praepubis des terrestren, jurassischen Atoposaurus mit der medial schon bedeutend breiteren Praepubis der gleich alten, aber marinen Krokodile zu vergleichen. Da die ganz bedeutende Verstärkung der ventral gelegenen Knochen des Rumpfes bei marinen Reptilien mehrfach auftritt (Sauropterygier, Champsosaurier), so ist so eine Verbreiterung auch bei den Krokodilen supponierbar.

Ganz anders als bei den Krokodilen entwickelte sich die Praepubis bei jenen primitiven arborikolen Reptilien, welche zu den Pterosauriern führten. Auch bei allen Pterosauriern zeigt am Anfange ihrer Evolution die Praepubis eine mediane Verbreiterung, in beiden Gruppen der Pterosaurier nimmt sie aber dann recht bald die Form eines liegenden T (⊢) an. Bei den Rhamphorhynchoidea verbindet sich bald der horizontal liegende Ast der Praepubis medial mit seinem Gegenüber, bei den Pterodactyloidea unterbleibt dies. Der eine vertikale Querarm des liegenden ⊢ springt bei allen Pterosauriern cranialwärts gerade vor. Obzwar es nun

nicht angeht, in diesem vorspringenden Teile direkt ein Analogon eines marsupialierartigen Beutelknochens zu erblicken, so ist die ganze Lage dieses Astes sowohl bei den Rhamphorhynchoidea als auch den Pterodactyloidea immer dennoch die, daß man die Hypothese wagen möchte, daß er Eier oder Embryonen stützte. Bei den Pterodactyloidea bleiben die beiden Praepubishälften frei, die Dilatationsfähigkeit des Abdomens bleibt daher gewahrt, bei den Rhamphorhynchoidea verminderte aber die Verschmelzung der beiden Praepubes die Dilatiationsfähigkeit des Bauches. Merkwürdigerweise starben jene Pterosaurier, bei denen die Verschmelzung erfolgte, früher aus als die anderen. Dies läßt anbetracht der Kleinheit des Abdomens dieser Formen wieder auf einen weiteren Causalnexus schließen, seine Natur ist aber noch nicht erkannt.

Die Fallschirmentwicklung der Pterosaurier ist ein weiteres gutes Beispiel dafür, daß sich ein bloß mechanisch wirkendes Organ erst nach einer Funktionsänderung entwickelt.

Die Flughaut dieser Tiere ist bei mehreren Exemplaren von Rhamphorhynchus und einem in Harlem befindlichen Exemplare von Pterodactylus Kochi (?) bis an die Flügelspitzen erhalten (Originaluntersuchung).

In ihrer einfachsten Form als Hautlappen entwickelt, wie sich solche ganz minimal an den Extremitäten von Rhacophorus Aglavei[1]) und dann stärker auch bei Geckoniden[2]) finden, wirken solche primitive Hautsäume nicht als Fallschirm und sie werden daher mechanisch auch nicht in Anspruch genommen bezw. gereizt, sowie sie aber, sei es infolge scheinbar zweckloser Weiterentwicklung (man vergleiche das über Rhinoceros sumatrensis und R. unicornis Gesagte), sei es als „Ornament“ eine gewisse Größe erreichen, tritt eine Fallschirmwirkung von selbst auf. In diesem Stadium setzt dann das Überleben der besseren Form ein und so kann sich ein Fallschirmtier entwickeln. Die weiteren Modifikationen, die innerhalb der Vertebraten ein Fallschirmtier erleidet, stellte Nopcsa[3]) ausführlich zusammen. Sie führen schließlich zu einem quadrupeden Kriechen.

---

[1]) Methuen-Hewitt, A collection of Batrachia from Madagascar. Annals Transvaal Museum Vol. IV, 1913.

[2]) Steiner, H., Das Problem der Diastataxie des Vogelflügels. Jenaische Zeitschr. f. Natur. Wiss. Jena 1917, pag. 475.

[3]) Nopcsa, F., Ideas on the origin of flight. Proc. Zool. Soc. London 1907.

Sehr wichtig ist, daß sich bei den Pterosauriern mehrere Indizien dafür finden, daß diese Tiere warmblütig waren[1]). Während bei den Dinosauriern sogar unter den Coelurosauriern der pneumatische Bau des Skelettes im Laufe der Evolution allmählich eine Rückbildung erleidet und sich ferner bei den Dinosauriern nicht nur keine Vergrößerung, sondern sogar eine Verkleinerung des Hirnes einstellt, wird bei den Pterosauriern der pneumatische Bau des Skelettes immer mehr entwickelt und die Großhirnhemisphären wachsen. Bei den spezialisierten Ornithocheirinen sind die Großhirnhemisphären viel größer als bei den auch sonst primitiveren Rhamphorhynchoidea. Ein großes Hirn erfordert bei jedem Tiere eine sehr reiche Sauerstoffversorgung des Blutes.

Wie Watson und Matthew[2]) hervorhoben, waren außerdem die Pteranodonten einer großen und — was bei einem Reptil noch mehr auffällt — lange andauernden Energieentfaltung fähig; dies geht aus ihrem Fluge über dem Meere hervor. Diese Art der Energieentwicklung geht allen anderen Reptilien ab, denn es hängt dies mit der bei ihnen mangelhaften Sauerstoffversorgung des Blutes zusammen. Bei den Pteranodonten war also im Gegensatze zu anderen Reptilen die Sauerstoffversorgung eine gute. Schon dieser Zug und der Hirnbau sprechen ganz entschieden für ihre Homoiothermie; außerdem waren auch ihre Atmungsorgane gut entwickelt und ihr Blutkreislauf wahrscheinlich stark spezialisiert. Sogar bei den mit den Pterosauriern verwandten Krokodilen scheint in einem Zwischenstadium ihrer Entwicklung eine vollkommene Trennung des arteriellen und venösen Blutkreislaufes existiert zu haben, denn es bereitete sich ein Verschluß des ohnehin kleinen Foramen Panizzae vor, und wenn auch dieser Verschluß bei den rezenten Krokodilen unterblieb, so wurde dies nur durch deren Wasserleben bewirkt. Bei den länger andauernden Atempausen während des vervollkommenten Tauchens hat bei diesen Tieren das Foramen Panizzae den Blutkreislauf zu regulieren und es hindert sicher nur dies seinen endgültigen Verschluß. Daß nun die Anpassung an ein längeres Tauchen ein Neuerwerb der Krokodile ist, zeigt sich wieder gut an dem Baue ihrer Choanen, und schon Huxley hat den Grund dieser Modifikation erkannt: Er fällt mit dem

---

[1]) Nopcsa, F., Bemerkungen zu Arthabers Arbeit über Entwicklung, Ausbildung und Absterben der Flugsaurier. Palaeontolog. Zeitschrift Berlin 1923 (daselbst auch die ganze auf das Folgende bezughabende Literatur).

[2]) Matthew, Flying Reptiles. Natural History, Newyork Vol. XX, 1920.

Aufkommen der warmblütigen Säugetiere und dem Erlöschen der Reptilien zusammen, denn ihre seit dem Eozän neue und intelligentere Beute mußten die Krokodile des Tertiärs auf neue Weise töten.

Sehr häufig wird als Argument gegen die Hypothese der Warmblütigkeit der Pterosaurier die Tatsache erwähnt, daß sie nackthäutige Reptilien waren. Dieser Einwand hält deshalb nicht stand, denn bei den in den warmen Tropen lebenden, warmblütigen Tieren ist zwar auch eine Körperbedeckung vorhanden, hier ist sie aber kein Schutzmittel gegen allzu große Kälte, sondern ein Schutzmittel gegen allzu große Wärme; dementsprechend halten Tropentiere einen „Winterschlaf" im Sommer. Es ergibt sich aus dieser einfachen Überlegung, daß wir uns gut ein mesozoisches Klima denken können, bei dem gar keine Körperbedeckung nötig wäre, und es kann infolgedessen theoretisch auch ganz gut nackthäutige, homoiotherme Tiere gegeben haben. Freilich konnten solche Tiere nur in einem warmen Klima leben. Da beim Herannahen der Eiszeit, wie es scheint auf der ganzen Erde eine stärkere Temperaturabnahme eintrat, so kann uns diese Hypothese ziemlich gut erklären, weshalb die behaarten und befiederten homoiothermen Tiere die Eiszeit überleben konnten, die nackthäutigen homoiothermen Reptilien überall aussterben mußten und sich sogar die großen nackthäutigen poikilothermen Tiere beim Abkühlen des Klimas nur in den Tropen halten konnten.

Die Pneumatizität der Knochen der Coelurosaurier, der Pterosaurier und der Vögel ist ein weiteres Beispiel dafür, was durch Funktionsübernahme erreicht wird[1]). Beim Versuche sich die Entstehung eines pneumatischen Skelettes zu erklären, muß man offenbar von der einfachen Lunge eines Landreptils ausgehen, in der sich an den zellfreien Teilen — vielleicht infolge der starken mechanischen Inanspruchnahme derselben — zwecklose kleine Aussackungen bildeten, wie man solche bei rezenten Lacertiden relativ häufig findet. Diese Aussackungen können in einem späteren Stadium der Evolution wie bei einigen Chamaeleonarten zum Aufblähen des Körpers verwendet worden sein, und als sie schließlich infolge ihrer recht bedeutenden Größe auch unverdorbene Luft enthielten, da können sie angefangen haben als freilich noch schwach wirkende Teile eines doppelten Gebläses zu wirken. So eine Übernahme

[1]) Nopsca, Bemerkungen zu Arthaber usw. Loc. cit. 1923.

einer neuen und wichtigen Funktion muß diese Säcke recht bald verstärkt haben und so kann man sich schließlich die Entstehung eines pneumatisierten Körpers ziemlich leicht erklären. Da die Lunge aller Mammalier schon ursprünglich einen viel dichteren Bau hat als jene der Reptilien, versteht man auf Grund dieser Hypothese, weshalb dennoch den Fledermäusen ein pneumatisierter Körper abgeht.

Das Hineinwachsen der Luftsäcke in die Knochen bei den Sauropsiden, das auf den ersten Blick besonders auffällt, wäre dieser Hypothese zufolge nur eine Etappe in der Entwicklung. Um diese Etappe leichter zu begreifen, sei hier darauf gewiesen, daß sich auch bei den urodelen Amphibien das Knochenmark außerhalb der Knochen anlegt und nur allmählich in die Knochen hineinwächst[1]).

Der Vorgang ist in beiden Fällen ein vollkommen analoger und akzentuiert nur den Röhrenbau der Knochen. Röhren sind gegen Bruchfestigkeit wieder die leichtesten, dabei festesten und was Material anbelangt billigsten Strukturen; sie sind also mechanisch vorzügliche Äkquisitionen, massive Säulen halten nur einen größeren Druck aus. So greifen wieder verschiedene Momente bei der Evolution ineinander.

3. Schluß

Biologische und morphologische Überlegungen setzten uns in den Stand, Fragmente eines zoologischen Weltbildes zu rekonstruieren, ja sogar phylogenetische Spekulationen zu wagen. Leider gleicht noch vieles von dem, was wir über dieses Weltbild wissen, dem Wandern in einem finsteren Walde. Nur einzelne schimmernde Lichter weisen uns den Weg, eine auch nur halbwegs ordentliche Wegbeleuchtung fehlt noch.

Auch einen halbwegs zuverlässigen Stammbaum der Reptilien zu zeichnen ist bei unserer heutigen Kenntnis noch nicht möglich, immerhin ist aber ein Versuch in der beiliegenden Tabelle enthalten. Es sind nur Unterordnungen in Betracht gezogen worden, denn ein die Familien zeigender Stammbaum ist noch zu hypothetisch.

Was die chronologische Verteilung betrifft, so zeigt die Tabelle, daß aus dem unteren Perme vier Oberordnungen der Reptilien mit insgesamt neun Unterordnungen bekannt sind, von denen

---

[1]) Eggeling, H. v., Der Aufbau der Skeletteile in den freien Gliedmaßen der Wirbeltiere (Untersuchungen an urodelen Amphibien). Jena 1911.

55 % zu den Monozygocrotapha und 44 % zu den Anapsida gehören. Im oberen Perm kommen nach unserer jetzigen Kenntnis sechs Oberordnungen mit zwölf Unterordnungen vor, von denen 66 % monozygocrotaphe Gruppen sind. Aus der Trias sind alle zehn Oberordnungen der Reptilien mit 27 Unterordnungen und 40 % monozygocrotaphen und 44 % archosaurierartigen Formen bekannt geworden; sieben Oberordnungen mit 18 Unterordnungen der Reptilien kennt man aus Jura und Kreide und hiervon entfallen 55 % der Unterordnungen auf die Archosaurier und nur 28 % auf die Monozygocrotapha. In dem Tertiär und in der Jetztzeit leben endlich wieder nur vier Oberordnungen der Reptilien mit insgesamt nur acht Unterordnungen. Sogar von diesen wenigen Unterordnungen sind drei nur durch Nachzügler vertreten (Baena, Sphenodon, Simoedosaurus). So zeigt sich auch in diesen Zahlen das Aufsteigen, die Herrschaft und das Erlöschen der Reptilien. Es zeigt sich auch die Ablösung der Anapsida durch die Monozygocrotapha und die Ablösung der Monozygocrotapha durch Archosauria.

Da wir bisher über die primitiven Reptilien des Karbons leider noch nichts wissen, fehlt uns natürlich die Wurzel des Stammbaumes. Diese haben wir, wie uns die fossilen Fährten zeigen, wohl im Karbone zu suchen: dieser Wurzel stehen die Cotylosaurier nahe. Sogar bei Seymouria scheint es einigen Verfassern (Broom) noch fraglich, ob sie nicht zu den Stegocephalen zu stellen sei.

Die größten und an Nachkommen reichsten Gruppen der Reptilien sind die Theromorpha und die Archosaurier: beide kulminieren in homoiothermen Tieren, ihnen gegenüber scheinen alle anderen Gruppen steril. Die Theromorpha dominieren in dem noch kühlen Perm und in der unteren Trias, die Archosauria in dem schon tropischen (?) Jura und in der tropischen Kreide. Die homoiothermen Sprößlinge beider Gruppen bleiben im warmen oberen Mesozoicum fast völlig verborgen, sie gelangen aber in dem kühleren Tertiäre siegreich zur Geltung, noch prägnanter wird ihr Sieg im Postglazial; offenbar haben sie diesen Sieg ihrer Körperbedeckung zu verdanken.

Einige, weil wichtige Nachzügler mancher Unterordnungen der Reptilien sind in dem beiliegenden Stammbaume besonders ausgeschieden worden, es sind dies: Seymouria im unteren Perm; die Procolophonidae, Ctenosaurus und Kannemeyeria in der Trias und Baena und Sphenodon im Tertiär und im Postglazial.

	Unteres Perm	Oberes Perm	Trias	Jura und Kreide	Tertiar	
Cotylosauria	Seymouria Rhizosauria Labidosauria Pareiasauria	Pareisauria Eunotosauria	Procolophonidae			Cotylosauria
			Amphichelyia (Pleurodira, Cryptodira)	Pleurodira Amphichelyia Cryptodira	Pleurodira Baena Cryptodira	Testudinata
Ichthyopterygia	Mesosauria		Omphalosauria Ichthyosauria	Ichthyosauria		Ichthyopterygia
Parapsida	Araeoscelia		Acrosauria	Acrosauria Lacertilia Ophidia	Lacertilia Ophidia	Parapsida
Pelycosauria	Edaphosauria Dimetrodontoidea	Edaphosauria Dimetrodontoidea	Ctenosaurus Thalattosauria			Pelycosauria
			Placodontia Trachelosauria — Nothosauria, Plesiosauria	Plesiosauria		Dranitesauria
		Titanosuchoidea—Tapinocephaloidea Dromasauria—Anomodontia Therocephalia Gorgonopsida	Kannemeyeria Gomphognathia			Theromorpha
			Monotremata	Mammalia	Mammalia	
	Ophiacodontia	Eosuchia	Procrocodilia — Tribelesodontia	Pterodactyloidea Rhamphorhynchoidea Crocodilia	Crocodilia	Praepubici
			Pseudosuchia (Pelycosimia, Parasuchia, Rhynchosauria)	Sphenodontia Choristodera	Sphenodon Simoedosaurus	Diaptosauria
		Proterosauria	Pachypodosauria (Coelurosauria, Megalosauria) Poposauria (Ornithopoda, Thyreophora)	Coelurosauria Sauropoda Megalosauria Ornithopoda Thyreophora		Dinosauria
				Aves	Aves	

Nachzügler — dominierende Formen — Grenzen der Oberordnungen — Formationsgrenzen



Als allgemein die Evolution aller Reptilien beeinflussende Faktoren lassen sich an ihrem Skelettbaue erkennen:

1. Mechanische Inanspruchnahme resp. der Nichtgebrauch einzelner Organe, was eine langsame und schrittweise (scheinbar phänotypische) Veränderung des Körpers nach sich zieht. Die Inanspruchnahme kann etweder direkt (Torpedoform, Tridactylie) oder nach einer Funktionsänderung (Flughaut, Pneumatisierung des Skelettes) erfolgen. Apodie kann als ein gutes Beispiel der Wirkung des Nichtgebrauches eines Organes gelten.

2. Das Persistieren eines embryonalen Zustandes, das eine anderweitige Entwicklung, ja sogar die Rückkehr auf einen früheren Zustand ermöglicht, wodurch die Evolution reversibel erscheint. Das einfache Persistieren eines embryonalen Zustandes zeigt die knorpelige, ventrale Beckenplatte von Dermochelys. Ein Beispiel für eine anderweitige Entwicklung nach so einem Stadium ist in der schwachen Verknöcherung der Handwurzel der Nothosaurier gegeben, da sich aus deren flachem, polygonalem Handwurzelknorpel die polygonale aber knöcherne Handwurzel der Plesiosaurier entwickelt. Beispiele einer ausgesprochen reversiblen Evolution sind die sekundäre Verlängerung der Extremitäten der quadrupeden Dinosaurier und der Postorbitalbogen der Mammalier.

3. Weitgehende Differenzierung oder Reduktion eines Organs, was das Eintreten vikarierender, primär eventuell anders wirkender Organe befördert. Hierdurch erscheint die Evolution irreversibel. Beispiele hierfür sind der sekundäre Panzer von Dermochelys, das sekundär vergrößerte Plastron von Cinosternum und der Processus pseudopectinealis der Orthopoden. Im Falle von Cinosternum liegt eine bemerkbare Funktionsänderung nicht vor, bei den Veränderungen der Orthopoden war dies jedoch wahrscheinlich der Fall.

4. Latente Homoplasie, die wohl z. T. darin begründet ist, daß nahe verwandte Formen eine gleiche Ontogenie haben und daher gleich alte und fast gleich gebaute Embryonen und Jungen gleichen Reizen ausgesetzt werden. Dies hat natürlich wieder eine gleiche oder ähnliche Reaktion zur Folge. Beispiele sind in der mehrfach mammalierartigen Spezialisation der verschiedenen Theromorphen, dann in der mehrfach vogelartigen Spezialisation der verschiedenen Dinosaurier und in dem Parallelismus der Unterkieferentwicklung der Pelycosaurier und Dinocephalier gegeben.

5. Änderungen der Umwelt (des Klimas oder des geographischen Milieus). Diese Änderungen wirken häufig kräftig. Beispiele

sind: Die Anpassung von Gomphognathus an die Pflanzenkost in der trockeneren, unteren Trias und die Anpassung der Proplatynota an das Wasserleben anläßlich der neocomen Transgression. Die erstgenannte Veränderung erfolgte langsam, die letztere sehr rapid.

6. Durch Nahrungsänderung oder durch Änderung der Sauerstoffzufuhr direkt oder im Wege der endokrinen Drüsen bewirkte Stoffwechselstörungen, die zu scheinbar genotypischer, explosiver Artbildung führen. An dieser Stelle kann man auf den durch Hypophysenstörungen bewirkten Riesenwuchs der Dinosaurier und auf die Osteosklerose aller jenen marinen Tiere weisen, deren Atmungsorgane sich noch nicht dem Wasserleben angepaßt hatten.

7. Die allmähliche und scheinbar grundlose Annahme neuer Gewohnheiten (Oophagie von Struthiomimus und Dasypeltis). Wie weit solche neue Gewohnheiten auf die Vitmaminversorgung des Körpers wirken, bleibt noch zu eruieren.

8. Die ursprünglich zwecklose und nur später eventuell nach einer Funktionsübernahme zweckmäßige, durch einen Hormonenüberschuß hervorgerufene Ausbreitung einer lokal zweckmäßigen Veränderung auf den übrigen Körper (Anlage der Flughautsäume, Stachelbildung, Panzerbildung).

9. Zweckmäßige und unzweckmäßige Hypertrophie einzelner Organe. Als zweckmäßige Hypertrophie kann die Entwicklung der funktionierenden Zahnmagazine der Trachodontiden, als unzweckmäßige jedoch die riesige Entwicklung der wohl kaum funktionierenden Rückenstacheln der Edaphosauriden angeführt werden.

10. Erbliche, sei es durch äußeren mechanischen Reiz, sei es spontan entstandene und meist recht variable, pathologische resp. teratologische, primär unzweckmäßige Veränderungen, die meist weiterwuchernde Exkreszenzen bilden. Durch mechanischen Reiz scheinen solche Exkreszenzen an der Schnauze der Parasuchier hervorgerufen zu werden, als spontan entstandene Auswüchse dieser Art können die Hornbildungen mancher Reptilien gelten (Tetraceratops).

11. Sexuelle Ornamente und Waffen. Beispiele sind: Die Eckzähne der Dicynodontier, die verlängerten Neurapophysen der Rückenwirbel bei Animasaurus u. a. Reptilien, ferner vielleicht die Schädelzier der Trachodontiden.

12. Das durch günstige Lebenslage hervorgerufene Wachsen und Schwererwerden einzelner Arten bei scheinbarer Einhaltung der normalen Körperproportionen. Diese Umänderung ist in allen

Gruppen der Reptilien recht gut bemerkbar, ob sich aber bei dieser Veränderung die Fortpflanzungsfähigkeit nicht ändert, scheint einigermaßen fraglich: große Tiere haben weniger Nachkommen als kleine.

So zeigt sich, je mehr wir die Evolution einer Gruppe studieren, daß viele Faktoren die Evolution beherrschen, daß eine bloß neolamarckistische Auffassung der Skelettveränderungen keineswegs genügt, daß vielmehr in der Evolution des Skelettes auch der Physiologie eine sehr bedeutende Rolle zufällt. Dementsprechend gelangen wir immer mehr und mehr zu der Einsicht, daß die Antwort auf die Grundfrage einer jeden Evolution nur dem gegönnt ist, der in einem hellseherischen Augenblick die schwerwiegende Antwort auf die Frage findet: „Was ist Leben?“

VI. Nachträge und Berichtigungen

Die Möglichkeit, leider allerdings erst während der Drucklegung obiger Arbeit, die palaeontologischen Schätze und die Bibliothek des British Museums for Natural History benützen zu können und Unterredungen mit D. M. S. Watson, J. Verluys und A. S. Woodward beeinflußten in einigem die Auffassung mancher Reptilform und dies brachte es mit sich, daß die systematische Stellung des einen oder anderen Genus beeinflußt wurde; wichtige phylogenetische Schlußfolgerungen wurden hierdurch allerdings nicht alteriert, diese neuen Erfahrungen bedingen immerhin die nachfolgenden Korrekturen. Das Einkleben derselben an die betreffenden Stellen des Textes soll durch einseitige Bedruckung erleichtert werden.

S. 35. In die Textzeile 4 (von unten) ist nach den Worten „diese Gruppe" einzuschalten: „Bei Glyptops und Baena ist das Becken eher cryptodir, bei Kallokibotium und Plesiochelys hingegen eher pleurodir gebaut. Die gleiche Differenz ist auch zwischen Triassochelys und Proterochersis bemerkbar. Helochelys, Trachydermochelys (Andrews, Ann. Mag. Nat. Hist. 1920), Naomychelys und Helochelydra gehören auch zu den Amphichelyden, zeichnen sich aber, eine eigene Unterfamilie bildend, durch eine sonst nur bei Emyda vorkommende Skulptur aus".

S. 37. Nach Zeile 8 (von oben) ist einzuschalten: „Für die Gesamtheit der besser bekannten Cheloniden dürfte sich aus praktischen Gründen die Einteilung empfehlen: Lytolominae (Osteopygis, Lytoloma, Porthochelys) Cheloninae (Chelone, Thalassochelys Allopleuron) und Protosteginae (Toxochelys Protostega, Archeleon, Protosphargis). Aus der letztgenannten Gruppe gingen offenbar die Dermochelydae (Dermochelys, Psephophorus, Cosmochelys) hervor".

S. 37. In Zeile 17 (von oben) ist nach dem Worte „Testudinaten" einzuschalten: „Der zuletzt von Seeley (Quart. Journ. Geol. Soc. London 1891) besprochene triadische Saurodesmus scheint, wie eine Untersuchung des Originales zeigte, das Femur einer pleurodiraartigen Schildkröte zu sein. Gegen die Deutung des Stückes als Humerus eines nicht zu den höheren Archosauriern gehörenden Reptils spricht der Mangel eines Foramen entepicondyloideum oder ectepicondyloideum, gegen die Deutung als Humerus eines höheren Archosauriers sein oberes Ende; das Stück ist also wohl ein Femur. Da sein oberes Ende sowohl an den Humerus als auch an den Femur einer pleurodiren Schildkröte erinnert, muß man das Stück, trotz der am unteren Ende auftretenden geringen Differenzen für den Femur einer Pleurodire halten. Diese Deutung ist, da Pleurodira aus der Trias bekannt sind, nicht unmöglich. Die geringen Differenzen, die sich in der schwächeren Ausbildung der distalen Gelenkköpfe bei den rezenten Pleurodiren äußern, sind durch die relativ starke Anpassung der rezenten Pleurodiren an das Wasserleben erklärbar".



S. 39. In Zeile 10 (von oben) sind nach dem Worte „Chelydidae" die Worte einzuschalten: „Bothremydidae und Miolanidae".

S. 43. In die vorletzte Textzeile ist nach dem Worte „auftritt" einzuschalten: „Zu den Dromasauriern gehört auch Palaeohatteria, deren kurze, auf Seite 55—56 gegebene Beschreibung hier einzuschalten und durch das auf Seite 159 Gesagte zu ergänzen ist".

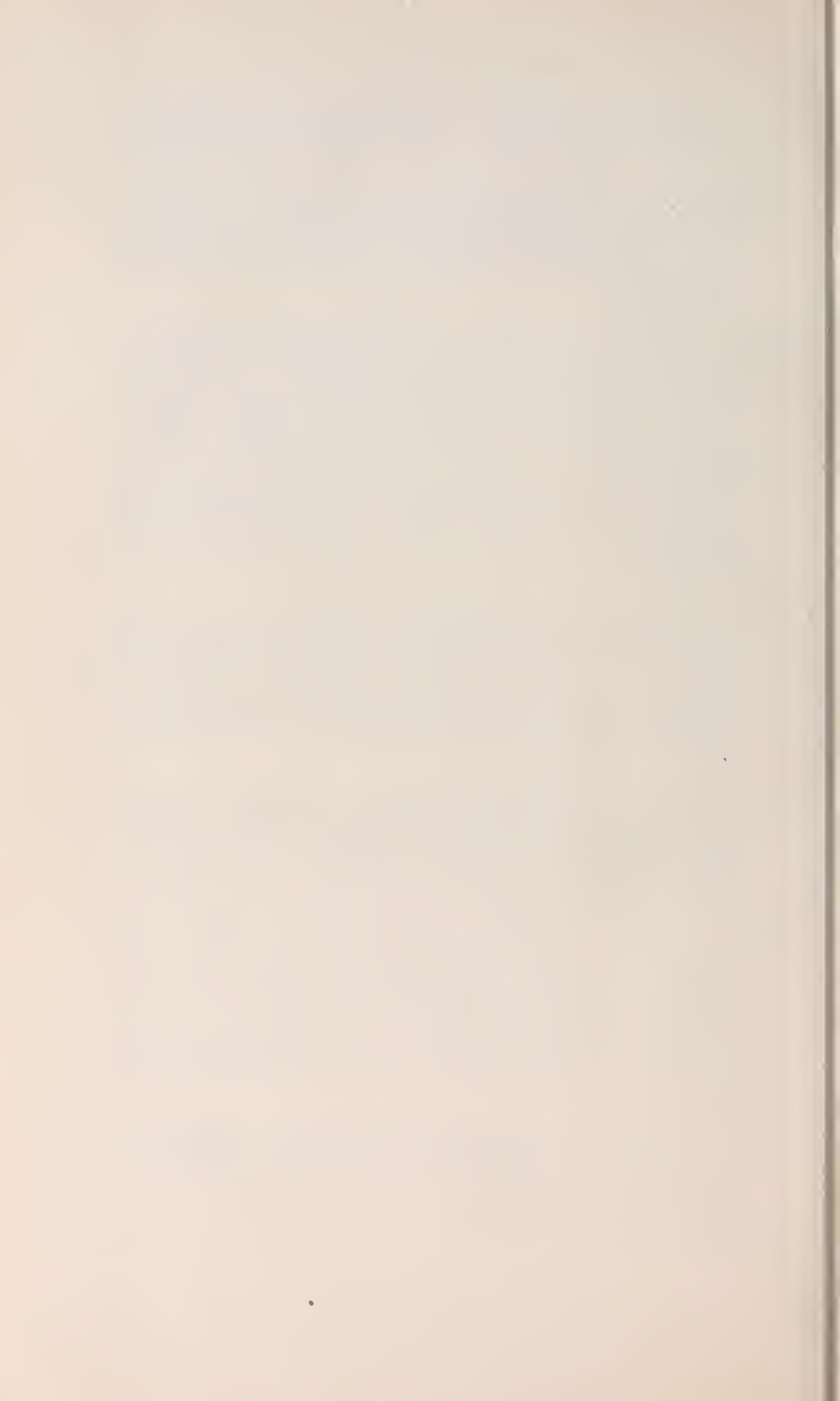
S. 45. In Zeile 19 (von oben) ist nach dem Worte „pubo-ischiadiceum" einzuschalten: „Watson macht mich aufmerksam, daß das von Seeley Microgomphodon zugeschriebene Rumpfstück, das verbreiterte Rippen hat, einem jungen Gomphognathus gehört und von dem, den Typus von Microgomphodon abgebendem Schädel zu trennen sei. Letzterer ist, wie eine Untersuchung des Originals zeigte, von Gomphognathus sehr verschieden und erinnert an die Gruppe Bauria-Melinodon-Sesamodon".

S. 54. Ganz unten ist einzuschalten: „Möglicherweise ist, wie mich Watson aufmerksam machte, der durch eine große Orbita und dünnen Jochbogen charakterisierte Bolosaurus (Broom, Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 1913) ein Verwandter von Glaucosaurus, doch zeigt er noch einen an die Diadectiden erinnernden Zahnbau".

S. 55, Zeile 2 (von unten) bis S. 56, Zeile 12 (von oben). In Übereinstimmung mit dem auf Seite 43 und 159 nachgetragenem bezw. gesagten ist der ganze, Palaeohatteria betreffende Abschnitt von hier zu entfernen und auf Seite 43 zu übertragen".

S. 59. In Zeile 3 (von unten) ist nach dem Worte „Phyla" einzuschalten: „Watson, der Casea untersucht hat, meint, daß diese Form nicht mit Edaphosaurus verwandt sei, sondern ein Nachkomme eines primitiven Cotylosauriers sei, der den Jochbogen unabhängig erwarb. Da ich Casea nur aus den Beschreibungen kenne, kommt Watsons Beobachtung jedenfalls großer Wert zu".

S. 65. In die Zeile 10 (von oben) ist nach den Worten „Tricleidus 26" einzuschalten: „Rhomaleosaurus (Carte Bailey, Journal Roy. Dublin Soc. 1866) 27".



S. 66. In Zeile 20 (von oben) ist nach den Worten „zu betrachten" einzuschalten: „Anderseits scheinen die beiden von Andrews (Note on a Skeleton of a large Plesiosaur, Ann. Mag. Nat. Hist. London 1922) erkannten Spezies von Rhomalaeosaurus, bei denen die relativ zahlreichen Halswirbel verkürzt, die Ischia aber nicht verlängert sind, zusammen mit Plesiosaurus megacephalus eine eigene relativ großschädelige und kurzhalsige Unterfamilie der Elasmosauridae zu bilden. Man kann sie Rhomalaeosaurinae nennen".

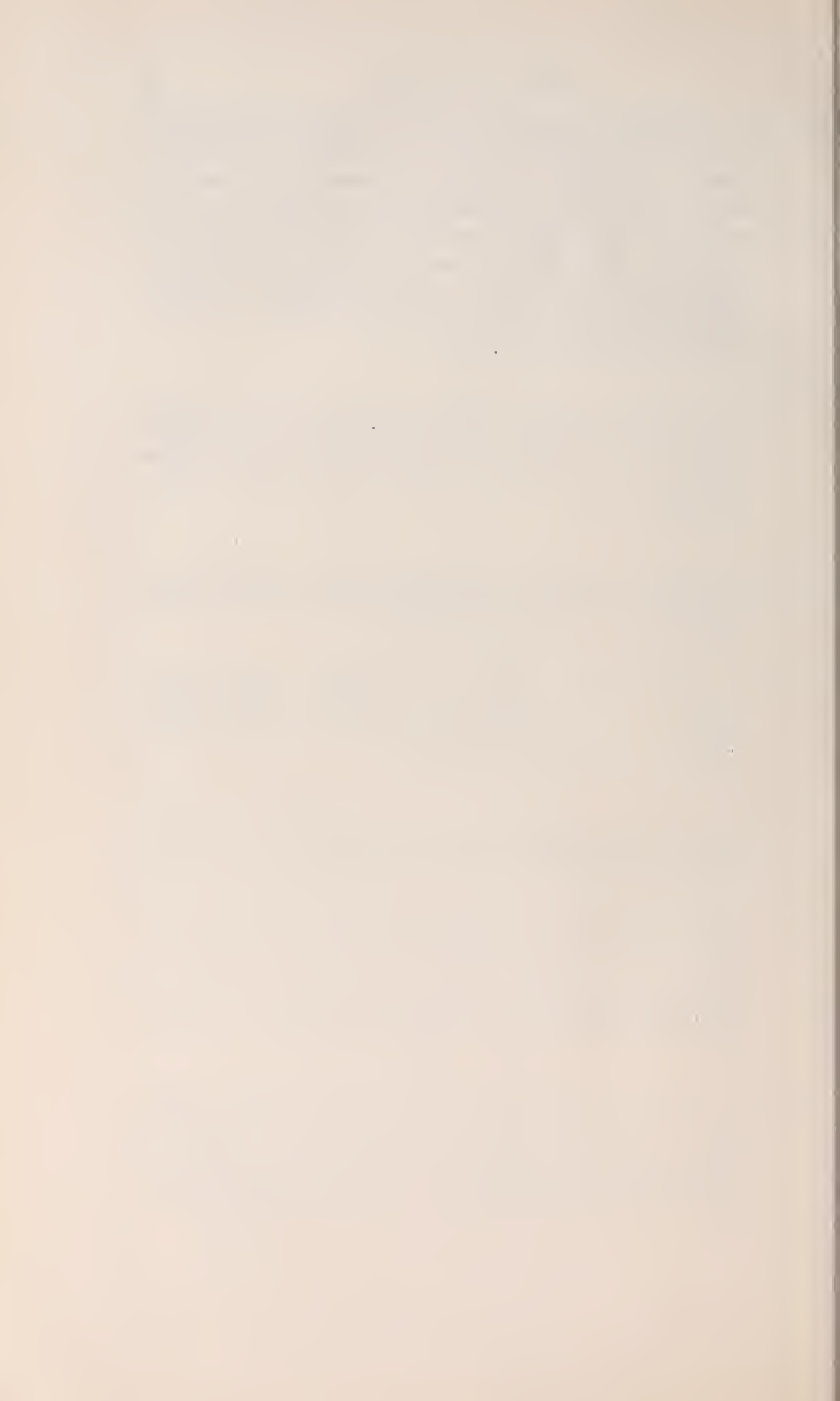
S. 72. In Fußnote [5]) ist einzuschalten: „Noble, The bony structure and phyletic relations of Sphaerodactylus; Americ. Museum Novitates New York 1921 ferner: Duerden, Degeneration of limbs in S. African Serpentiform lizards; S. Afric. Journ. of Science 1922".

S. 73. In die letzte Zeile ist nach dem Worte „acrodont" einzuschalten: „Bei Lophura amboinensis sind die vorderen Zähne pleurodont, die rückwärtigen acrodont".

S. 79. Vor die vorletzte Zeile ist einzuschalten: „Diesen Formen steht der nur ungenügend beschriebene Chometokadmon (d'Erasmo, La fauna e l'eta dei Calcari a ittioliti di Pietra Roja; Palaeontolog. ital. 1914) sehr nahe".

S. 86. Nach Zeile 19 (von oben) ist einzuschalten: „Vorläufig noch nicht beschriebenes Stagonolepis-Material des Brit. Mus. Nat. Hist. London zeigt, wie eine Untersuchung lehrte, daß diese Form weitläufig mit Mystriosuchus verwandt ist. Das Ilium dieser relativ schwach gepanzerten Form ist mystriosuchusähnlich, die Scapula aëtosaurus- und erythrosuchusartig, der Schädel scheint kurzschnauzig gewesen zu sein. Leider ist Stagonolepis vorläufig nur fragmentär bekannt, seine systematische Stellung ist daher fraglich".

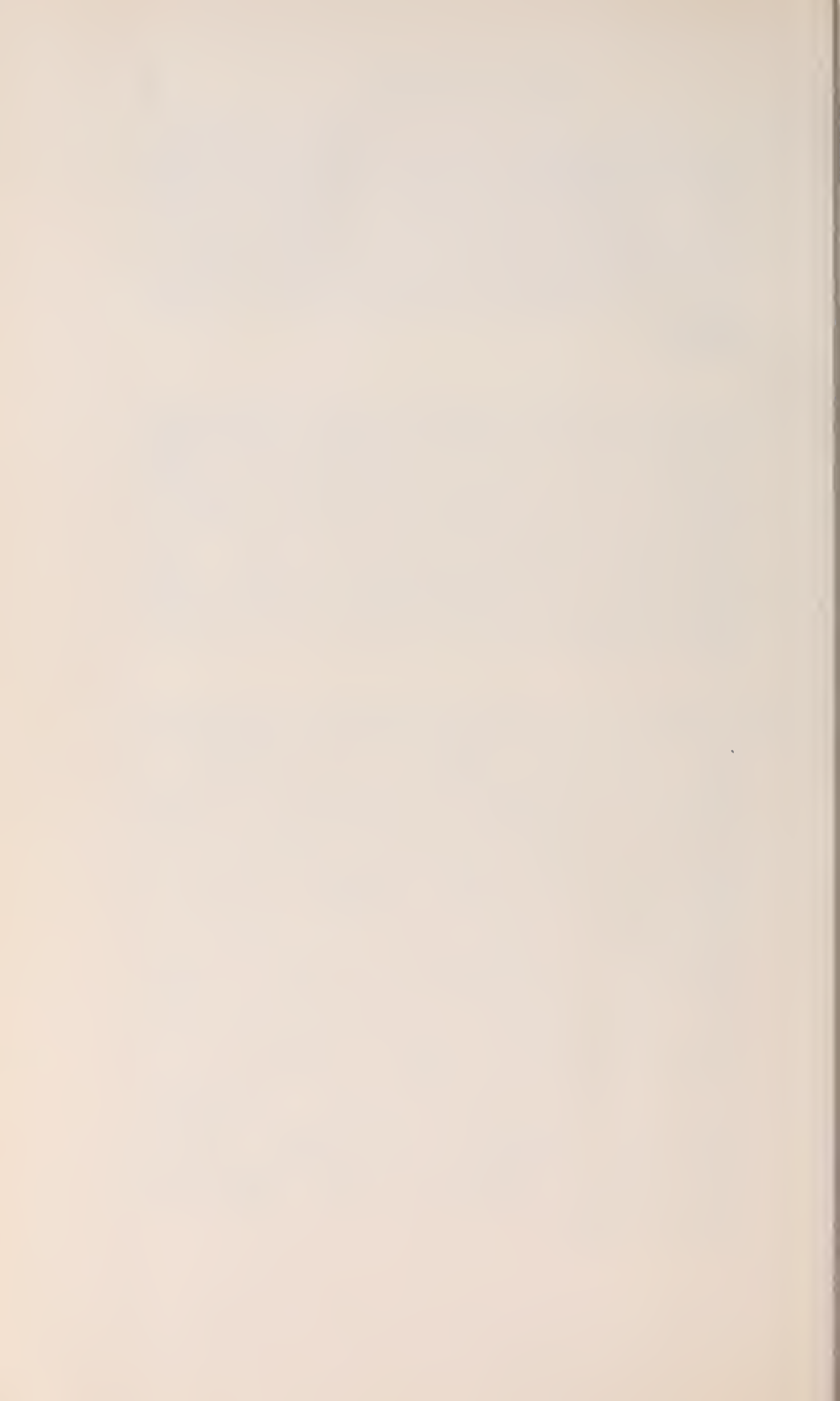
S. 99. In die letzte Zeile ist nach dem Worte „nährten" einzuschalten: „Zu den bisher besser bekannten Diplodocidae gehören die Genera Diplodocus, Dicraeosaurus und Barosaurus (Lull. Memoirs Connecticut Acad. of Sc. 1919), zu den Brachiosauridae Pleurocoelus, Brachiosaurus und Titanosaurus".



S. 103. Nach Zeile 13 (von oben) ist einzuschalten: „Die Herausgeber des Natural History (New York 1923, pag. 192) berichten über die Entdeckung eines kleinen, primitiven, noch hornlosen Ceratopsiers Protoceratops in der Mongolei, der schon eine Nackenkrause haben soll. Wie dessen Beschreibung von Gregory und Granger zeigt (loc. cit. 1923), handelt es sich um den Vorfahren der Ceratopsiden und der Ankylosauriden.

S. 104. Nach der Textzeile 8 (von unten) ist einzuschalten: „Das Genus Anthodon (Owen, Descript and illustr. Catal foss. Rept. S. Africa 1876) ist, wie eine Untersuchung des Originals zeigte, durch geblähte stegosaurusartige Zähne charakterisiert. Ein auch unter diesem Namen beschriebener Schädel mit einem scelidosaurusartigem Kronfortsatze und einem scelidosaurusartigem Jochbogen gehört vielleicht hierher. Dieses Genus würde dann die Lücke ausfüllen, die zwischen Scelidosaurus und Stegosaurus klafft. Vielleicht ist es mit Centrurosaurus verwandt".

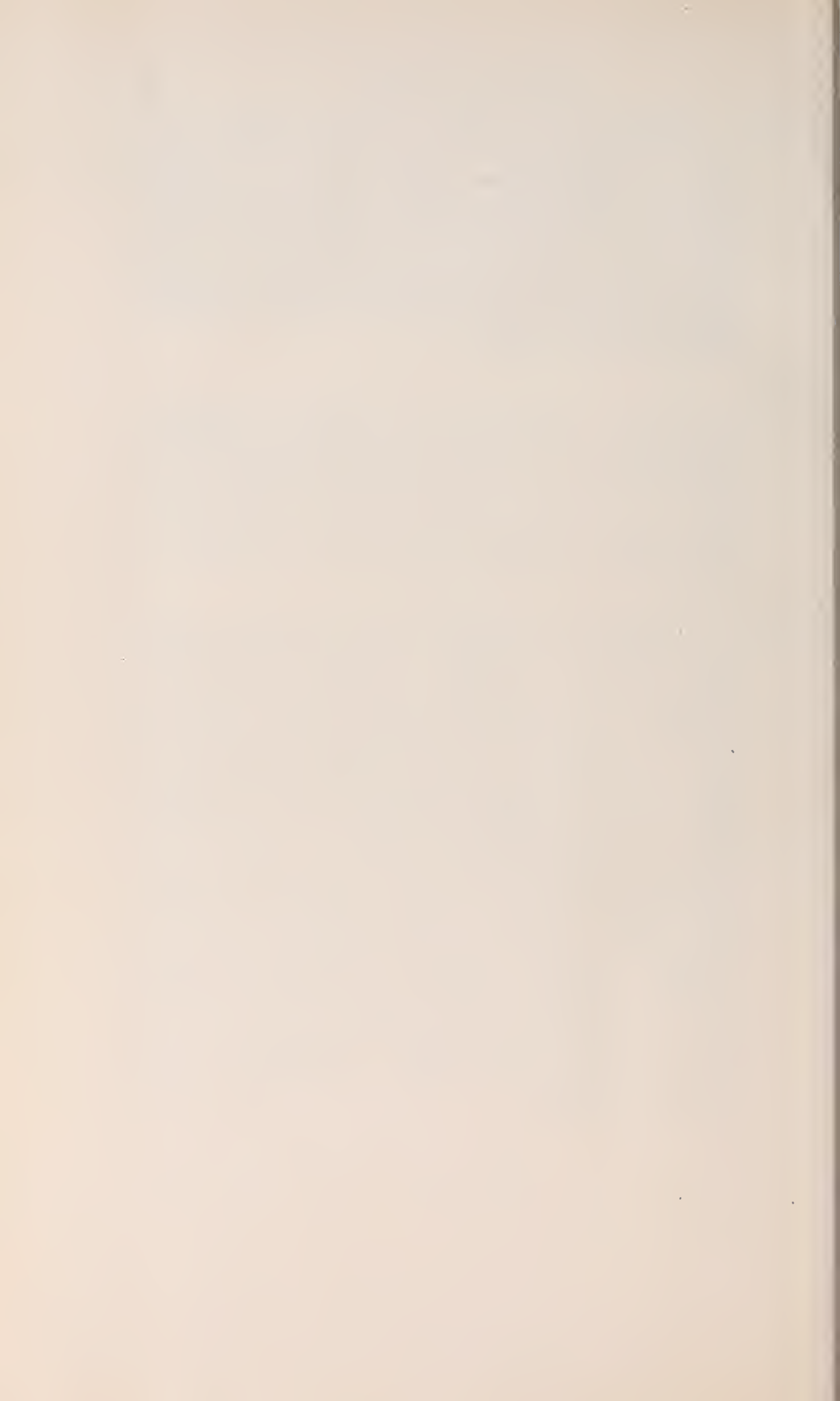
S. 105. In Zeile 16 (von oben) ist nach den Worten „Palaeoscincus näher" einzuschalten: „Infolge der Liebenswürdigkeit von Dr. A. S. Woodward konnte ich in dem Brit. Museum befindliche Reste derartiger Tiere untersuchen. Ein Schädel von der von Gilmore (Canadian Field Naturalist 1923) abgebildeten Art ist fast zahnlos und erinnert infolge des flachen Daches, infolge der schräge absteigenden Wangen- und Schläfenregion und infolge des völligen Verschlusses aller Schläfenöffnungen äußerlich stark an den Schädel eines Pareiasaurus. Die Schädelbasis ist von jener von Struthiosaurus völlig verschieden und erinnert an Panoplosaurus. Ein panzertragendes Skelett erinnert an Palaeoscincus. Eine genauere Beschreibung der Stücke ist hoffentlich von Dr. A. S. Woodward zu erwarten, ebenso die Klärung der Synonymik der Gattungsnamen Ankylosaurus, Europocephalus, Palaeoscincus, Nodosaurus und Panoplosaurus. Alle diese Genera bilden, wie Nopcsa in 1918 auseinandersetzte (Földtani Közlöny; Budapest Vol. XLVIII, 1918), eine gut umgrenzte Gruppe".



S. 147. Statt Zeile 1 (vom Worte „Ob“ an) bis Zeile 8 (bis zu den Worten „Ein anderer“) ist einzusetzen: „Die von Winkler (Arch. Mus. Teyler Harlem 1888) und Walther (Festschrift für Haekel; Jena 1904) dem Pterodactylus Kochi zugeschriebene Fährte, die an einer Stelle in einem Halbkreise angeordnete Eindrucke zeigt, stammt, wie eine Untersuchung des Originales zeigte, von einem Limulus, der über den Schlamm einherkroch, sich aber an einer Stelle niederließ und nach der Rast eine andere Richtung einschlug“.

S. 147. In Zeile 14 (von oben) ist nach dem Worte „Allosaurus“ einzuschalten: „Ähnliche Fährten, bei denen allerdings der rudimentäre Daumen noch gerade gegen vorne gerichtet war, hat Gomes (Descoberta de restos de Saurios gigantescos no jurassico; Comm. Serv. geolog. Portugal vol. XI; Lissabon 1916) aus Portugal beschrieben. Ich schlage den Namen vor: Eutynichnium lusitanicum“.

S. 147. In Textzeile 9 (von unten) ist nach dem Worte „Thyreophora“ folgendes einzuschalten: „An den Metatetrapous des Wealden erinnert eine isolierte, vierzehige Spur der Trias, die Beasley (Rep. Brit. Ass. Adv. Sc. 1909, S. 152) als „Typus P“ beschrieb. Von Chirotherium unterscheidet sich dieser Fußabdruck, wie eine Untersuchung des Originals zeigte, durch den völligen Mangel des bei Chirotherium immer gut sichtbaren fünften Fingers und durch die sehr kurzen und gegen die Basis schnell dicker werdenden Zehen. Von Metatetrapous ist der Abdruck nur durch seine geringere Größe und den Mangel einer Grenze zwischen dem vorderen breiten Ballen und dem schmäleren rückwärtigen Teile unterscheidbar. Diese Spur spricht für die Existenz kurzzehiger vierfüßiger Dinosaurier während der oberen Trias, dies ist aber, da so eine Form (Scelidosaurus) schon aus dem Lias bekannt ist, nicht unwahrscheinlich. Im Anklange an Metatetrapous will ich Beasleys Fährte „P“ Deuterotetrapous triassicus nennen“.



VII. Tafelerklärung

Tafel I

Fig. 1. Embrithosaurus von oben, unten, von der Seite, von rückwärts und Cavum cranii.
„ 2. Labidosaurus von oben, unten, von der Seite und von rückwärts.
„ 3. Lystrosaurus von oben, unten, von der Seite und von rückwärts.
„ 4. Gomphognathus von oben, unten und von rückwärts. Diademedon von der Seite und Zahn von Gomphognathus.
„ 5. Testudo von oben, unten, von der Seite und rückwärts und Unterkiefer in zwei Ansichten.
„ 6. Mormosaurus von oben, unten, von der Seite und von rückwärts.

Tafel II

Fig. 1. Placodus von oben, unten, rückwärts und von der Seite.
„ 2. Dimetrodon von oben, unten, rückwärts und von der Seite.
„ 3. Edaphosaurus von oben, unten, rückwärts und von der Seite.
„ 4. Chameleo von oben, unten, rückwärts und von der Seite.
„ 5. Trinacromerum von oben, unten, rückwärts und von der Seite.
„ 6. Crotalus von oben, unten und von der Seite.
„ 7. Araeoscelis von oben und von der Seite.

Tafel III

Fig. 1. Sphenodon von oben, rückwärts und von der Seite.
„ 2. Mystriosuchus von oben, unten, rückwärts und von der Seite.
„ 3. Tyrannosaurus von oben, unten und von der Seite.
„ 4. Triceratops von oben, unten, rückwärts und von der Seite.
„ 5. Pteranodon von der Seite.
„ 6. Nyctodactylus von oben und unten und zwei Ansichten des Unterkiefers.
„ 7. Gavialis von oben, unten, rückwärts und von der Seite und Ansicht des Unterkiefers.

Tafel IV

Fig. 1. Gaumen von Loxomma.
„ 2. Seymouria von oben, unten, rückwärts und von der Seite und Basis cranii.
„ 3. Mesosaurus von oben, unten und von der Seite.
„ 4. Baptanodon von oben, unten, von der Seite und ein Zahn desselben. Ophthalmosaurus von rückwärts.
„ 5. Oberarm und Oberschenkel von Diadectes.
„ 6. Oberarm und Oberschenkel von Varanops.
„ 7. Oberarm und Oberschenkel von Araeoscelis.
„ 8. Oberarm und Oberschenkel von Erythrosuchus.
„ 9. Oberschenkel von Amblyrhynchus.
„ 10. Oberarm und Oberschenkel von Rutiodon.

Tafel V

Fig. 1. Becken von Cacops von unten und von der Seite.
„ 2. Becken von Limnoscelis von unten und von der Seite.
„ 3. Becken von Salamandrilla von unten.
„ 4. Becken von Geotriton von unten.
„ 5. Becken von Lystrosaurus von unten, oben und von der Seite.
„ 6. Becken von Baena von unten und von der Seite.
„ 7. Zwei Becken von Microclidus (juvenil und adult).
„ 8. Becken von Ophiacodon von oben und von der Seite.
„ 9. Becken von Uromastix von unten und von der Seite.
„ 10. Becken von Rutiodon von unten und von der Seite.
„ 11. Becken von Erythrosuchus von der Seite.
„ 12. Becken von Saurolophus von der Seite.
„ 13. Becken von Dromaeus von der Seite.
„ 14. Rückenwirbel von Naosaurus von vorne und von der Seite.
„ 15. Rückenwirbel von Spinosaurus.

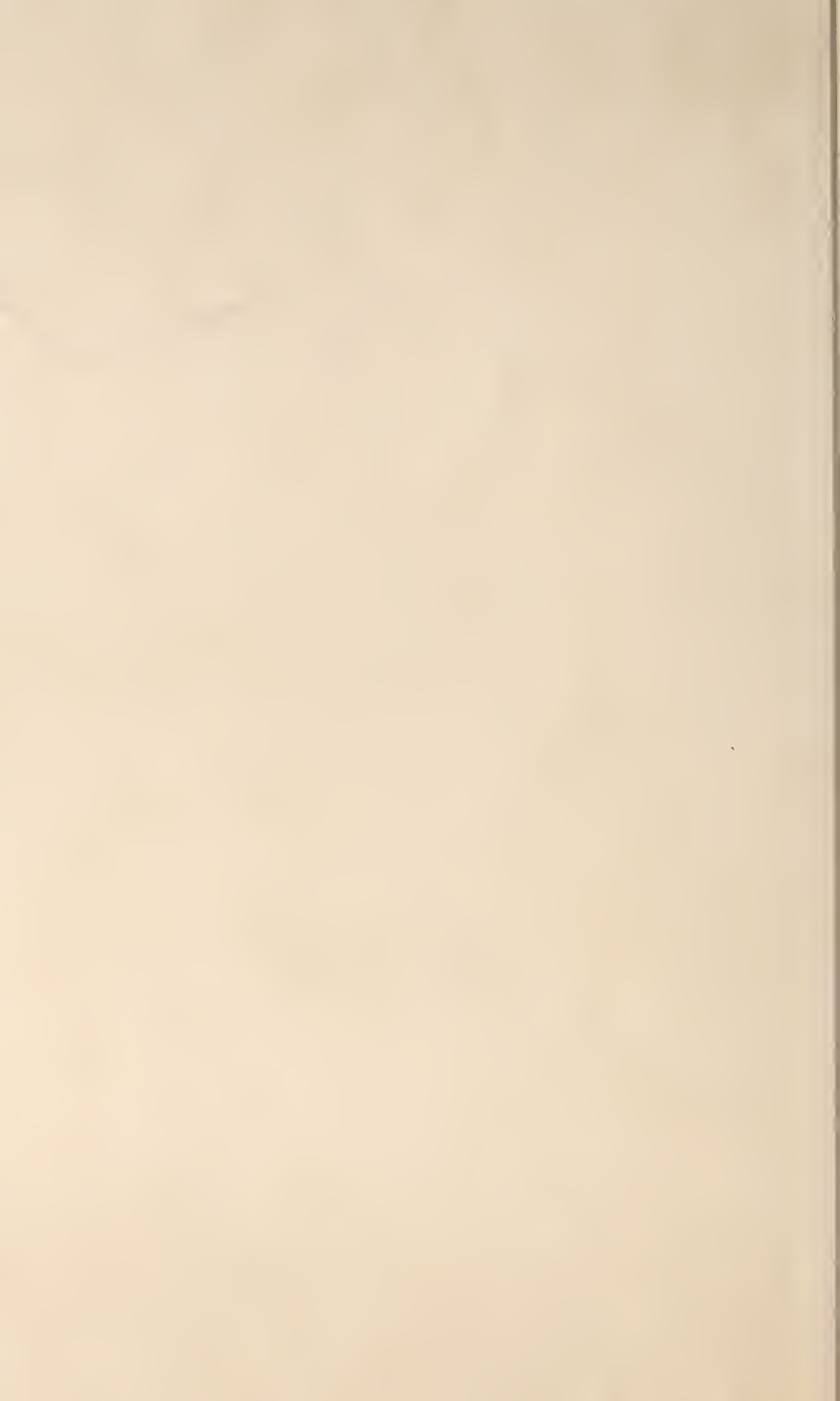
Tafel VI

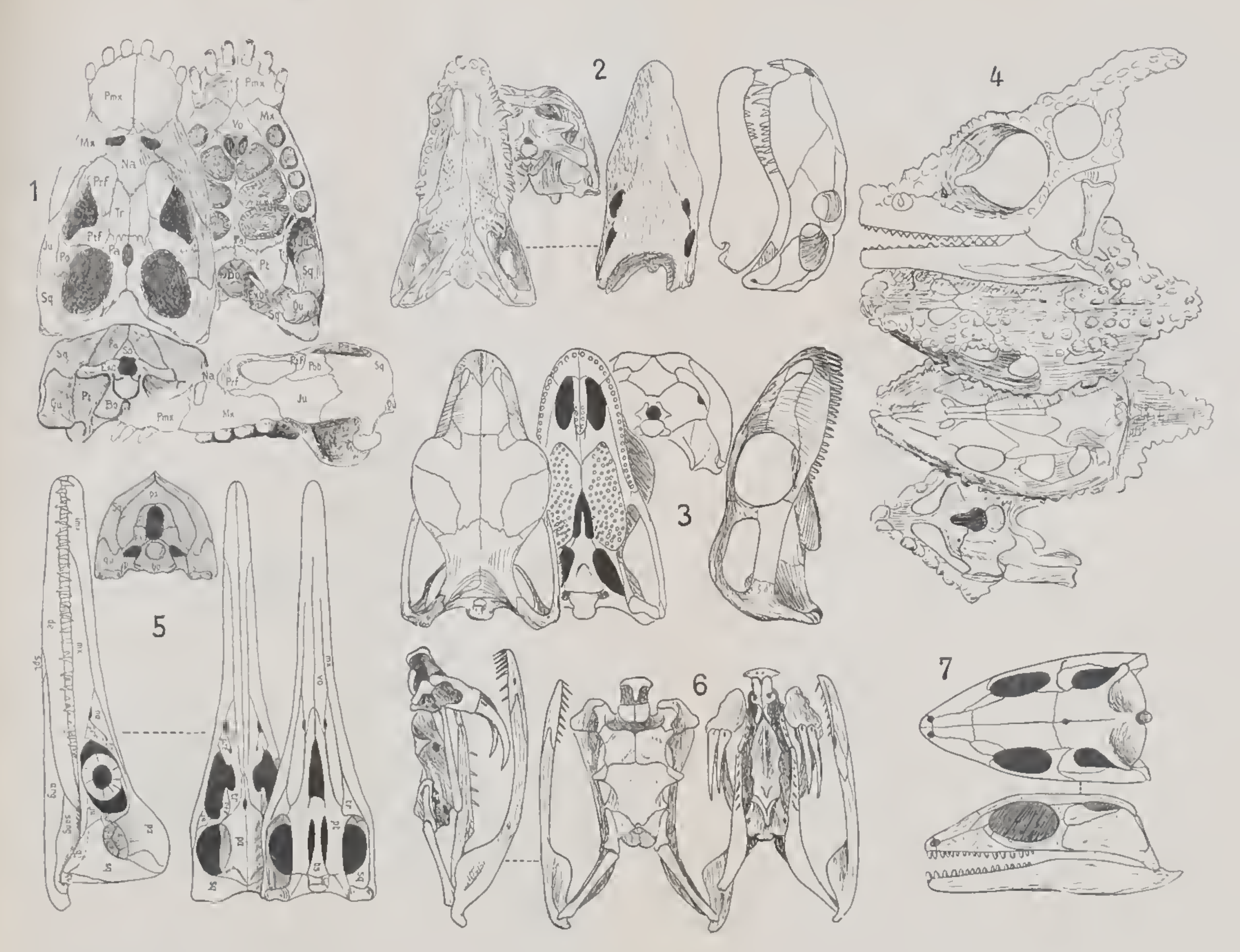
Fig. 1. Acibates; Fig. 1a Fuß von Trematops.
„ 2. Korynichnium; Fig. 2a Fuß von Disparactus.
„ 3. Nasopus; Fig. 3a Fährte von Salamandra.
„ 4. Synaptichnum; Fig. 4a Fuß von Euparkeria.
„ 5. Fährte „Neolacerta“ und Fuß von Eosauravus.
„ 6. Procolophonichnum und Fuß von Procolophon.
„ 7. Platypterna; Fig. 7a Fuß von Compsognathus.
„ 8. Fährte von Osteolamus und Fuß von Alligator.
„ 9. Fährte und Hand von Rhynchosaurus.
„ 10. Chelichnus; Fig. 10a Hand von Eurycarpus.
„ 11. Fuß von Antrodemus (Allosaurus); Fig. 11a Gigandipus.
„ 12. Exocampe; Fig. 12a Fuß von Hallopus.
„ 13. Otozoum; Fig. 13a Fuß von Plataeosaurus.
„ 14. Hirnhöhle eines Tapinocephaliers.
„ 15. Hirnhöhle von Diplodocus.



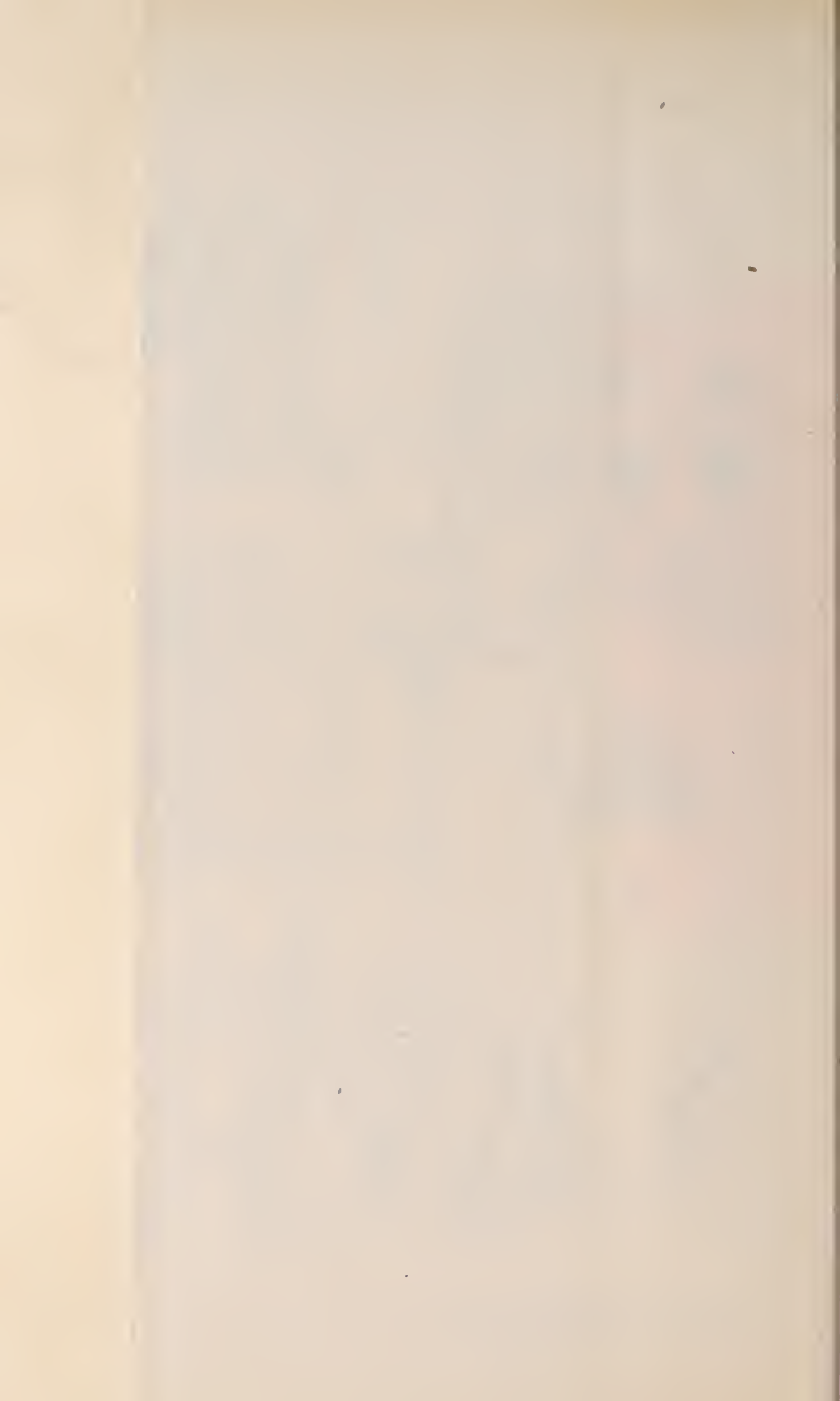
Photolith. v. Bogdan Gisevius, Berlin

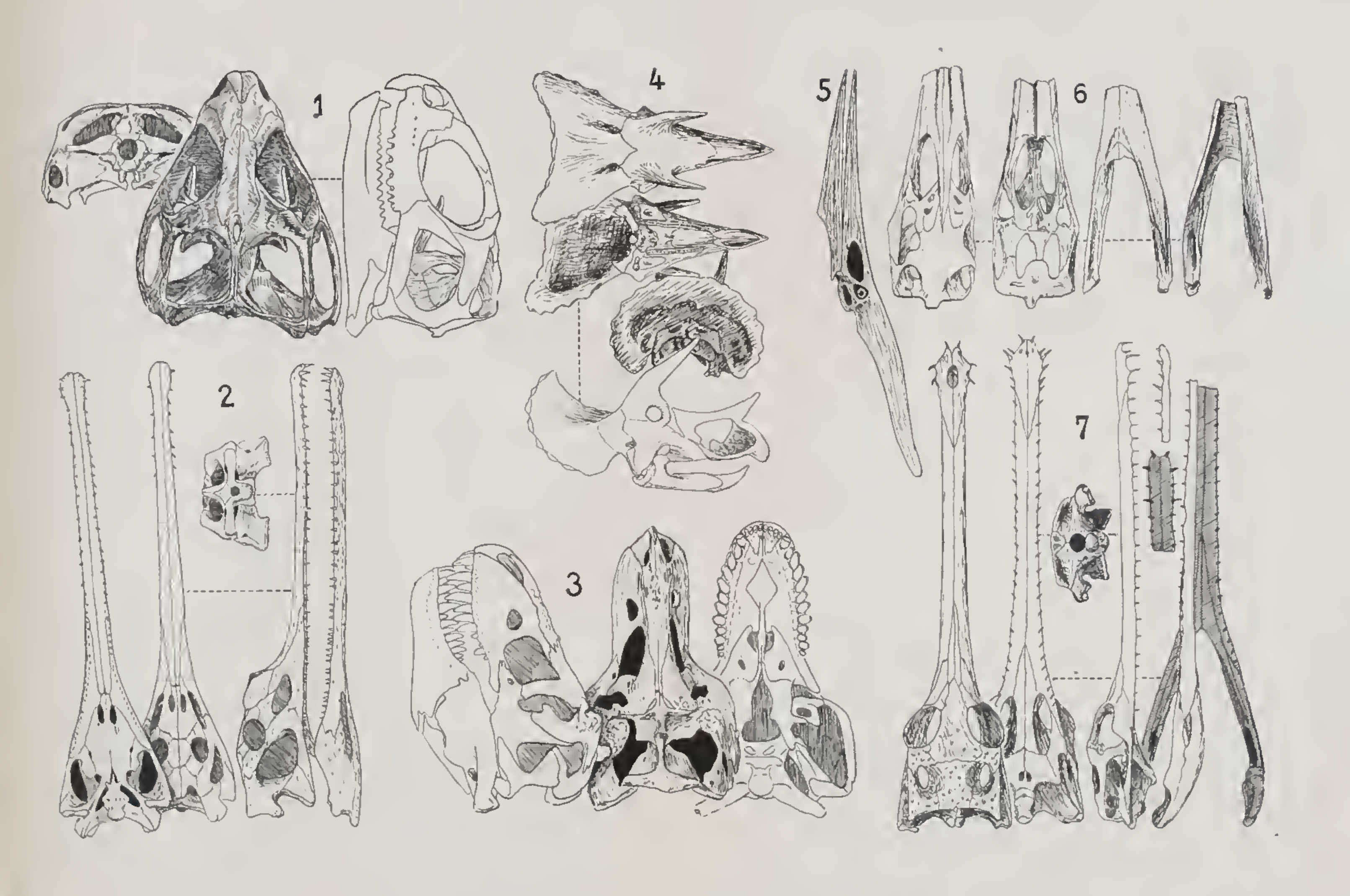
Verlag von Gebrüder Borntraeger, Berlin



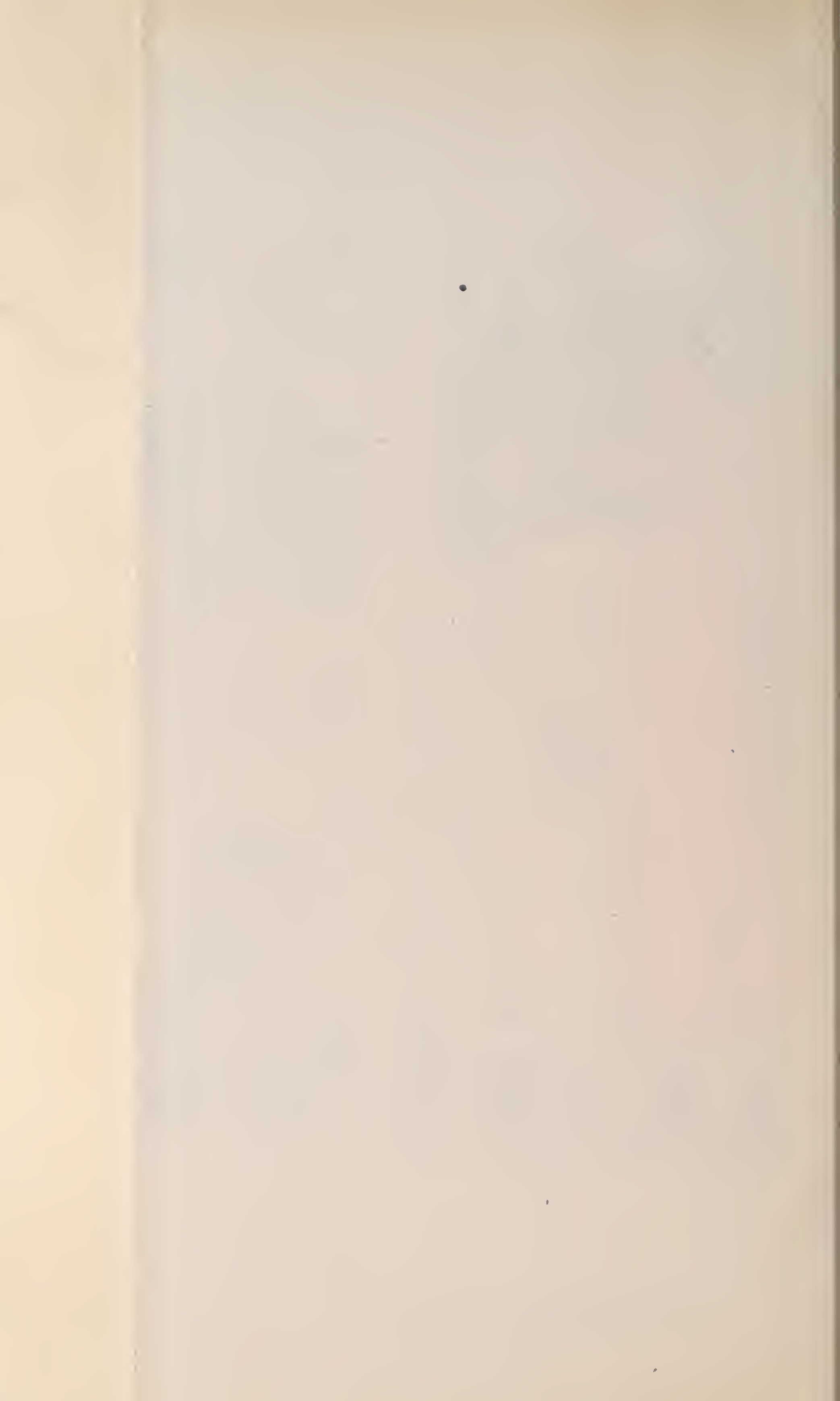


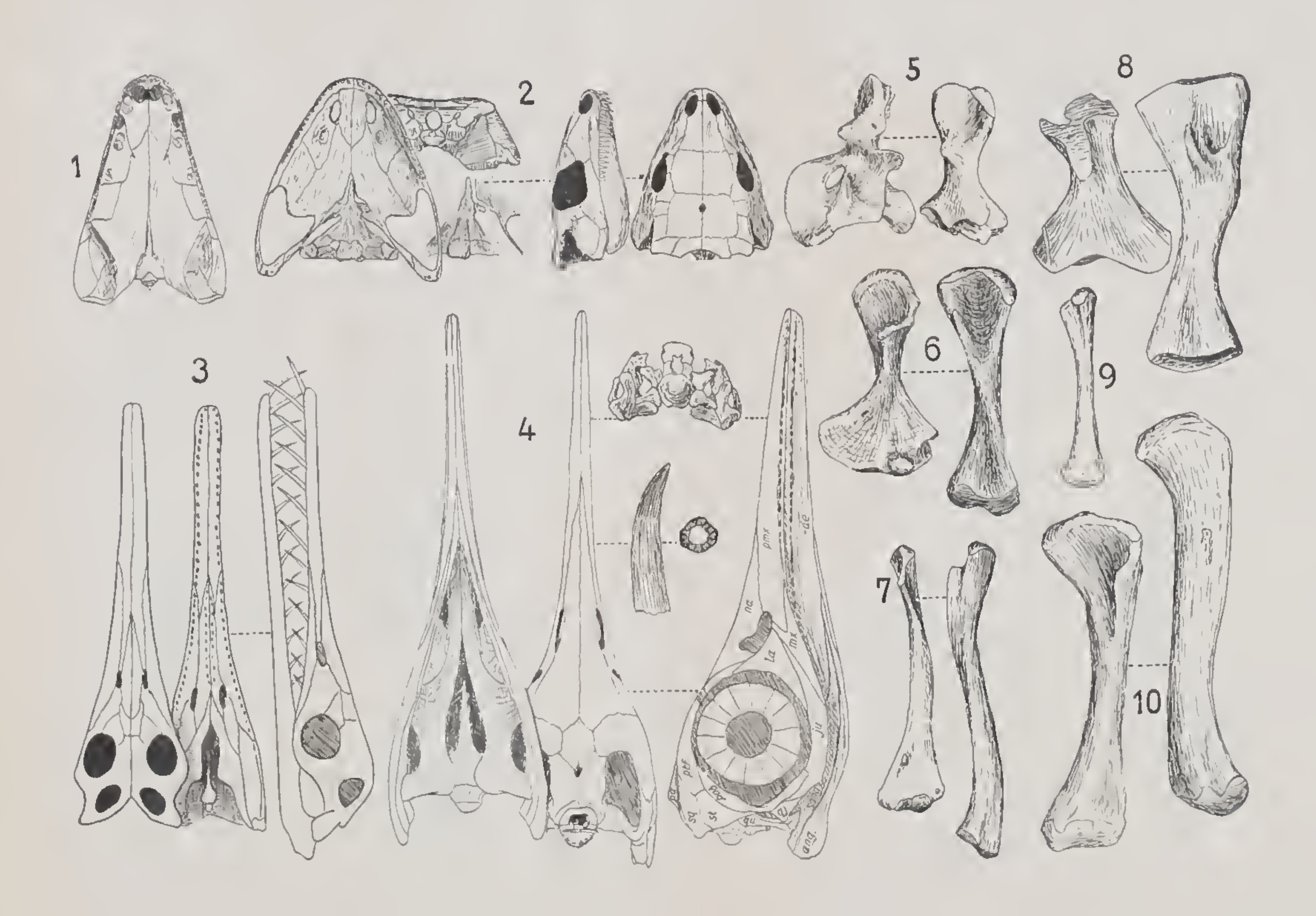
Photolith. v Bogdan Gisevius, Berlin *Verlag von Gebrüder Borntraeger, Berlin*





Photolith. v. Bogdan Gisevius, Berlin
Verlag von Gebrüder Borntraeger, Berlin

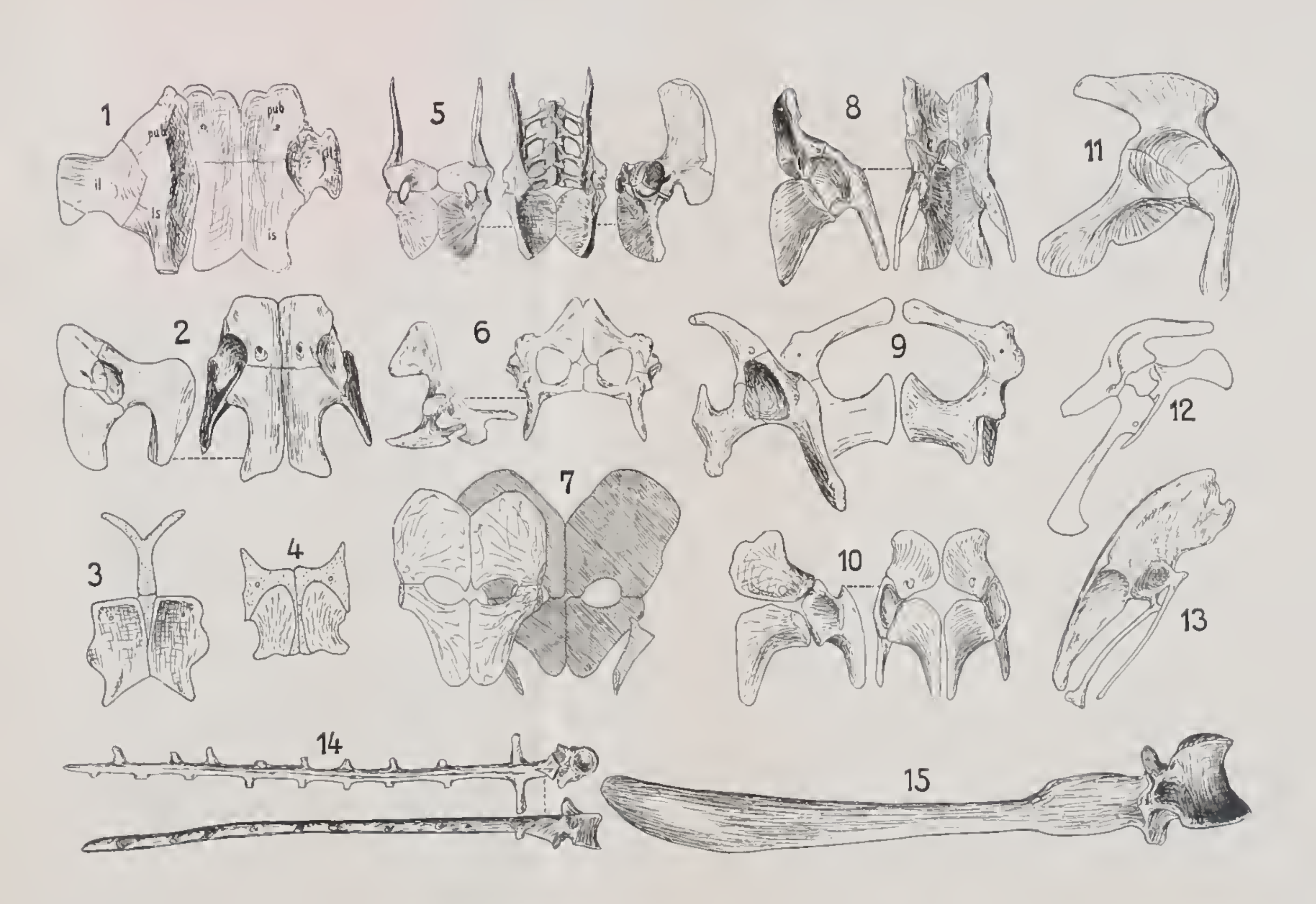




Photolith. v. Bogdan Gisevius, Berlin

Verlag von Gebrüder Borntraeger, Berlin

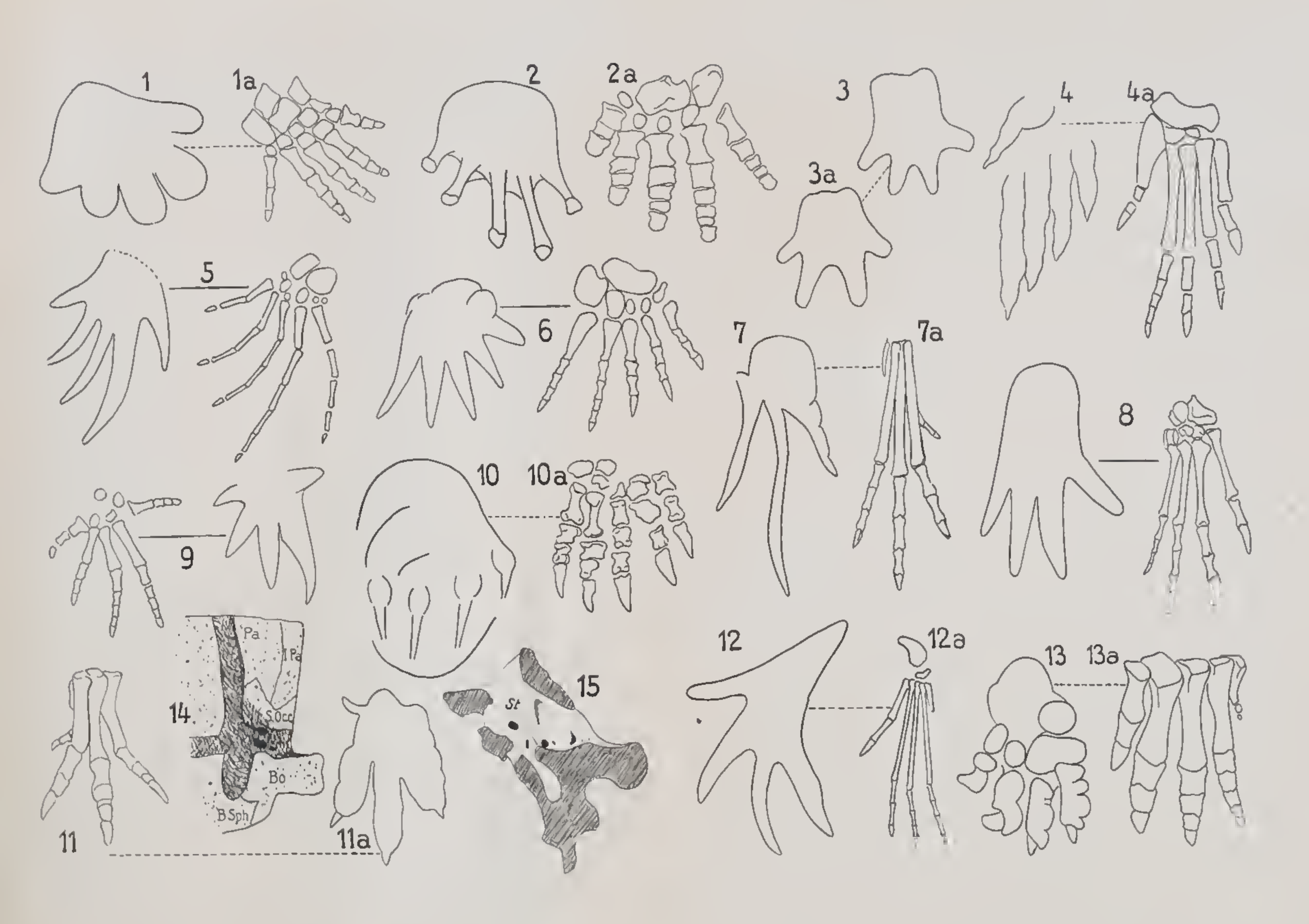




Photolith. u. Bogdan Gisevius, Berlin

Verlag von Gebrüder Borntraeger, Berlin





Photolith. v. Bogdan Gisevius, Berlin

Verlag von Gebrüder Borntraeger, Berlin



VIII. Register

Die Namen der zum Vergleiche herangezogenen Säugetiere, Vögel und Ampbibien, wurden in das Register nicht aufgenommen. Namen von Fußspuren wurden mit einem Sterne (+) bezeichnet. In dieser Arbeit zum ersten Male verwendete Namen sind durch gesperrten Drnck gekennzeichnet.

IX. Inhaltsverzeichnis

Fortschritte der
Geologie und Palaeontologie
herausgegeben
von **Professor Dr. W. Soergel**, Tübingen

Heft 2

Die Familien der Reptilien

von

Dr. **Franz Baron Nopcsa**

Mit 6 Tafeln

Berlin
Verlag von Gebrüder Borntraeger
W 35 Schöneberger Ufer 12 a
1923

„Fortschritte der Geologie und Palaeontologie“

Die Fortschritte der Geologie und Palaeontologie bilden eine Sammelstätte für Arbeiten aus allen Gebieten der Geologie und Palaeontologie, in denen nicht die einfache Darstellung neuer Beobachtungstatsachen und die nächsten aus ihnen ableitbaren Schlußfolgerungen, sondern die Entwicklung neuer Methoden, die Lösung wesentlicher Probleme im Vordergrund stehen. Eine Schilderung neuer Tatbestände ist an sich dabei durchaus erwünscht, sie soll aber eingegliedert sein in den Rahmen einer geschlossenen Argumentation. Einfache Sammelreferate bleiben ausgeschlossen. Doch sind Arbeiten willkommen, die an der Hand kritisch gesichteter und von neuen Gesichtspunkten aus beleuchteter, bekannter Tatsachen zu neuen Lösungen führen.

Innerhalb der Geologie sollen in die Sammlung auch Arbeiten einbezogen werden, die in Grenzgebieten, in der Geophysik, in der Petrographie wurzeln, sofern sie unter Zuhilfenahme geologischer Forschungsergebnisse oder überhaupt geologischer Methoden zu wichtigen allgemeinen Ergebnissen gelangen. Gerade aus den Grenzgebieten erfahren die Einzelwissenschaften erfahrungsgemäß die stärkste Befruchtung.

Aus dem Gebiet der Palaeontologie (Palaeozoologie, Palaeobotanik) sind neben Arbeiten, die sich auf breiterer Basis mit Problemen der Phylogenie, des Entwicklungsmechanismus, der Systematik, der Palaeobiologie beschäftigen, auch solche erwünscht, die an einem oder an einzelnen Beispielen neue Methoden erläutern und prinzipielle Ergebnisse ableiten.

Geologie und Palaeontologie bilden die Grundlage der ihnen durch engste wechselseitige Beziehungen verbundenen Palaeogeographie. Aus dem umfassenden Bereich dieser Wissenschaft werden sowohl regionalen als einzelnen grundsätzlichen Problemen gewidmete Darstellungen in den Fortschritten Aufnahme finden.

Willkommen sind schließlich auch Abhandlungen, die eine Klärung der Begriffe anstreben, die Fragestellungen auf ihre Möglichkeit oder Berechtigung kontrollieren, die versuchen erkenntnistheoretisch die Grenzen der üblichen Methoden und ihre Mängel aufzuzeigen. Denn die weitere Entwicklung einer Wissenschaft und der von ihr geförderten Erkenntnisse hängt nicht nur ab von einer ständigen Bereicherung des Beobachtungsmaterials und seiner

Fortsetzung auf S. 3 des Umschlages

Durcharbeitung, sondern in vielfach stark unterschätztem Grade auch von einer stetigen kritischen Überprüfung der Grundlagen, auf denen eine Wissenschaft aufbaut, der Theorien, nach denen sie arbeitet, die Arbeitsmethode und Fragestellung, ja selbst die Beobachtungen nach Art und Auswahl entscheidend beeinflussen.

Die Fortschritte erscheinen in zwangloser Folge als selbständige Hefte von beliebigem, nicht unter 5—6 Bogen betragendem Umfang. Das Honorar wird nach Vereinbarung mit dem Herausgeber festgesetzt. Jeder Autor erhält 20 Freiexemplare.

Alle Sendungen und Anfragen werden an den Herausgeber erbeten.

Die Verlagsbuchhandlung:
Gebrüder Borntraeger
Berlin W 35, Schöneberger Ufer 12a

Der Herausgeber:
Professor Dr. W. Soergel
Geologisches Institut, Tübingen

Soeben erschienen:

Das Batholithenproblem von Hans Cloos. Mit 24 Figuren. (Heft 1). Geheftet Grundzahl 3.

Angewandte Geologie und Paläontologie der Rand- und Flachseegesteine und das Erzlager von Salzgitter von Dr. J. Weigelt, Privatdozenten für Geologie und Paläontologie an der Univ. Halle a. d. S. (Heft 4). *Unter der Presse*

Unter den weiterhin erscheinenden Abhandlungen werden sich befinden:

Die Gliederung der Erdrinde von S. v. Bubnoff, Privatdozenten für Geologie und Palaeontologie an der Universität in Breslau.

Diluviale Flußverlegungen und Krustenbewegungen von W. Soergel, Professor an der Universität in Tübingen.

Palaeobiologische Probleme der fossilen Pflanzenwelt von W. Gothan, Dozenten an der Techn. Hochschule, Abt. für Bergbau in Charlottenburg.

Das Devon in Schlesien und das Alter der Sudetenfaltung von E. Bederke, Privatdozenten für Geologie und Palaeontologie an der Universität in Breslau.

Die tertiären Landoberflächen in Thüringen von Br. von Freyberg, Privatdozenten für Geologie und Palaeontologie an der Universität in Halle a. S.

Die mitteldeutschen Steinkohlen von J. Weigelt, Privatdozenten für Geologie und Paläontologie an der Universität in Halle a. S.

Magnetische Messungen im Flachland als geologische Forschungsmethode von Fr. Schuh, Privatdozenten für Geologie und Paläontologie an der Universität in Rostock.



